ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 89

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 582 : 998

© C. Jeffrey

SYSTEMA *COMPOSITARUM* (*ASTERACEARUM*) NOVA

Ч. ДЖЕФФРИ. НОВАЯ СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА *COMPOSITAE*

Komarov Botanical Institute RAS
197376 St. Petersburg, 2 Prof. Popova St.
Received 24.06.2004

On the basis of the published results of recent molecular systematic studies, changes are made to the author's classification of the *Compositae*. To the subfamily *Mutisioideae* is added the tribe *Stifftieae*, to the *Carduoideae* the tribes *Gochnatieae*, *Hecastocleideae*, *Dicomeae* and *Pertyeae*, to the *Cichorioideae* the tribe *Gymnarrheneae* and to the *Asteroideae* the tribe *Corymbieae*. The tribe *Heliantheae* is divided into 13 supersubtribes, 12 of which are newly established. New tribal placements are accorded to the genera *Warionia* (*Gundelieae*), *Haastia* (*Senecioneae*) *Anisopappus* and *Centipeda* (*Heliantheae*). Further discussed is the problem of the relationships between phylogenetic trees, cladograms and classifications (taxograms) and an index of homomorphy HI is proposed as a measure of the degree of isomorphy of a classification and a corresponding cladogram.
Key words: *Compositae*, *Asteraceae*, subfamilies, tribes, supersubtribes, homomorphy index.

Molecular systematic study of the *Compositae* has proceeded apace since the author's last system of the family was published (Jeffrey, 2002) and the new data necessitate its modification. Prominent amongst such studies are those by Garcia-Jacas et al. (2002) on *Cynareae* (as *Cardueae*), Baldwin et al. (2002, 2003) on helenioid *Heliantheae*, Bayer et al. (2002, 2003) on Australian and other *Gnaphalieae*, Wagstaff, Breitweiser (2002) on New Zealand *Compositae*, Kim et al. (2002) on *Mutisieae* sensu lato, Panero, Funk (2002) on subfamilial classification, Funk, Chan (2003) on *Arctotideae* (as *Arctoteae*) and Keeley, Chan (2003) on *Vernonieae*.

Panero, Funk (2002) using ten CP molecular markers distinguish a monogeneric subfamily *Corymbioideae* sister to the *Asteroideae*, in which it could well be included as a basal tribe, a monotypic subfamily *Gymnarrhenoideae* sister to the vernonioid group of tribes, a subfamily *Pertyoideae* sister to all of these, a monotypic subfamily *Hecastocleidoideae* sister to these plus the *Carduoideae*, a subfamily *Gochnatioideae* sister to all of these, and an informal *Stifftia*-group sister to all the other non-barnadesioid *Compositae*.

I adopt here the conservative attitude recommended by Bremer (1996) in the proposal and recognition of new taxa, and when a new taxon proves to be the sister-group of a single existing taxon of the same rank, I include it in that existing taxon at an appropriate lower rank. Thus I include *Corymbioideae* in the *Asteroideae* as a tribe and *Gymnarrhenoideae*, which its authors admit might be part of the *Cichorioideae*, as a tribe in the latter subfamily. Panero, Funk (2002) state that *Gymnarrhena* Desf. has anthemoid pollen, but that is a specialized type restricted to the non-basal members of the tribe *Anthemideae*; the probability is that its pollen is of the lactucoid type. Kim et al. (2002) using the *ndhF* marker recognize an Old-World clade including the tribes *Pertyeae*, *Cynareae*, *Dicomeae* and *Tarchonantheae*, sister to the vernonioid group of tribes; this speaks in favour of inclu-

ding them all in the one subfamily *Carduoideae*. The *Stifftia*-group includes, besides a number of South American genera, the eastern Asian genera *Nouellia* Franch. and *Leucomeris* D. Don, formerly included by me in a broadly-circumscribed *Tarchonantheae*, which is now shown to be restricted to the African-Madagascan genera *Tarchonanthus* L. and *Brachylaena* R. Br. and perhaps also the South African *Oldenburgia* Less. (Panero, Funk, 2002). The other Afro-Madagascan genera of the *Tarchonantheae* sensu lato constitute the *Dicomeae*, and the other Asian genera the *Pertyeae*. Since there exists a validly-published tribal name for the *Stifftia*-group, I here accord it tribal status for convenience of reference.

I have recently pointed out (Jeffrey, 2003) the neccessity strictly to distinguish phylogenetic trees, cladograms and taxograms in order logically to discuss what they express and how they are related. In addition to the differences there stated, the following points should be noted. The terminal points of a phylogenetic tree represent evolutionary units (populations) that exist now; the nodes represent commonality of ancestry (ancestral populations that lived in the past); the tree says nothing about the taxonomic relationships of any of these units. The terminal points of a cladogram represent empirical information sources (EIS); in a morphological or chemical analysis, they are respectively parts of or substances from one or more individual preserved (herbarium) specimens and/or living plants or fossil specimens, in a molecular analysis they are one or more genes (molecular markers) from one or more living plants and/or herbarium specimens or fossil specimens; for ease of reference, they are usually accorded operational taxon names (OTN); the nodes represent commonality of information. The terminal points of a taxogram represent taxa; the nodes represent commonality of rank. A taxogram may be isomorphic or more or less homomorphic (Takhtajan, 2001: 33—35) with a corresponding cladogram; it is isomorphic only when all sister-groups are accorded equal rank, otherwise it is only more or less homomorphic. The degree of homomorphy may be expressed by a homomorphy index (HI), given by the formula HI = [S(TS/TT)]/NR, where TS is the number of taxa with a sister-group of the same rank, TT the total number of taxa of the same rank, S signifies the sum of these quantities over all ranks and NR is the number of ranks. Complete homomorphy (isomorphy) gives a HI of 1. The value of HI is reduced by ranking sister-groups unequally and by the recognition of taxa paraphyletic with respect to the cladogram; to be excluded from the calculation are taxa unrepresented by an EIS in the cladogram. For the classification by Funk, Panero (2002), explicitly based on their cladogram, HI = 0.32; for the classification here presented, in relation to the same cladogram, HI = 0.26; in each case, the *Barnadesioideae* and outgroups are excluded from the calculation.

Panero, Funk (2002), Schilling, Panero (2002) and Baldwin et al. (2002, 2003) support the splitting of the clearly monophyletic *Heliantheae* sensu lato into a quite large number of smaller tribes, mainly, it seems, in order that the *Eupatorieae*, now clearly established as an ingroup of the *Heliantheae* sensu lato, can continue to be recognized at tribal rank. However, these smaller tribes differ little from one another, in comparison with the differences between the other tribes traditionally and currently recognized in the subfamily *Asteroideae*, and their recognition at tribal rank thus seriously distorts the taxonomic balance of the subfamily. As I have previously out (Jeffrey, 2002) this problem is better dealt with by treating these taxa at the rank of supersubtribe in accordance with Art. 4.3 of the ICBN (Greuter et al., 2000). In this way it will be possible, for example, to retain the subtribes of the former *Eupatorieae* subordinated to the supersubtribe *Eupatoriodinae* and yet preserve the integrity of the classical, Cronquistian concept of a broadly-circumscribed *Heliantheae*. For this reason, new supersubtribes are here established for the other currently recognized «tribes» of a *Heliantheae* here treated in the broad

sense. Panero, Funk (2002) state that tailed anthers exclude their tribe *Athroismeae* from the *Heliantheae*, but the presence of tails is a plesiomorphy shared with the sister-group of the *Heliantheae* sensu lato, the *Inuleae* sensu lato, and the *Athroismeae* are here treated as the basal supersubtribe of the *Heliantheae*.

The recent molecular work has clarified the taxonomic position of some genera, expelled others from their tribal homes and left yet others still problematical. The Saharan endemic *Warionia* Benth. et Coss. has been shown to be the sister-group of *Gundelia* L. and so becomes the second genus of the tribe *Gundelieae* (Funk, Chan, 2003), itself sister to the *Cichorieae*. The position of *Heterolepis* Cass. remains unclear, although it probably belongs to the *Arctotideae*; on the other hand, *Platycarpha* Less. still defies definite taxonomic placement. The position of *Adenocaulon* Hook. also still remains unclear; on molecular data (Kim et al., 2002) it is placed in the *Mutisieae* sensu lato without resolved sister-group relationships, but the seed-coat structure is reported as carduoid (Maximova, 1999). From the *Gnaphalieae* must be excluded, besides *Printzia* Cass. and *Callilepis* DC., also *Isoetopsis* Turcz. and *Denekia* Thunb. (Bayer et al., 2003), while *Haastia* Hook. f. has been shown to be a member of the *Senecioneae*, nested within *Brachyglottis* J. R. et G. Forst. (Breitweiser et al., 2003). The hypothesis of the independence of the Old-World and New-World lineages of the *Vernonieae* has received further support (Keeley, Chan, 2003). According to ITS data (Wagstaff, Breitweiser, 2002), *Anisopappus* Hook. et Arn. and *Centipeda* Lour. are basal members of the *Heliantheae* sensu lato, but are as yet unplaced as to supersubtribe.

The consequent necessary taxonomic changes are formally established below.

Family ***Compositae*** Adans., 1763, Fam. Pl. 2 : 103, nom. alt. et cons. — ***Asteraceae*** Martinov, 1820, Техно-бот. словарь: 55, nom. cons.

Subfamily I. ***Barnadesioideae*** (D. Don) Bremer et Jansen, 1992, Ann. Missouri Bot. Gard. 79 : 414.

Tribe 1. ***Barnadesieae*** D. Don, 1830, Trans. Linn. Soc. London 16 : 273.

Subfamily II. ***Mutisioideae*** (Cass.) Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074.

Tribe 1. ***Stifftieae*** D. Don, 1830, tom. cit.: 291.

Tribe 2. ***Mutisieae*** Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88 : 199.

Subfamily III. ***Carduoideae*** Cass. ex Sweet, 1826, Hort. Brit.: 213 (syn. *Gochnatioideae* (Benth.) Panero et V. A. Funk, 2002, Proc. Biol. Soc. Wash. 115, 4 : 913; *Hecastocleidoideae* Panero et V. A. Funk, 2002, tom cit.: 914 («*Hecastocleioideae*»); *Pertyoideae* Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 915).

Tribe 1. ***Gochnatieae*** (Benth.) Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 913.

Tribe 2. ***Hecastocleideae*** Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 914.

Tribe 3. ***Tarchonantheae*** Kostel., 1833, Allg. Med.-Pharm. Fl. 2 : 668.

Tribe 4. ***Dicomeae*** Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 916.

Tribe 5. ***Cynareae*** Lam. et DC., 1806, Syn. Pl. Fl. Gall.: 267 (syn. *Carlineae* Cass., 1819, tom. cit.: 152; *Echinopseae* Cass., 1819, tom. cit.: 157; *Cardueae* Cass., 1819, tom. cit.: 155).

Tribe 6. ***Pertyeae*** Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 915.

Subfamily IV. ***Cichorioideae*** (Juss.) Chev., 1828, Fl. Gen. Env. Paris 2 : 531 (syn. *Lactucoideae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, op. cit.: 1073; *Gymnarrhenoideae* Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 912).

Tribe 1. ***Gymnarrheneae*** Panero et V. A. Funk, 2002, tom. cit.: 912.

Tribe 2. ***Moquinieae*** H. Rob., 1994, Taxon 43 : 34.

Tribe 3. ***Vernonieae*** Cass., 1819, tom. cit.: 203.

Tribe 4. ***Liabeae*** (Cass. ex Dumort.) Rydb., 1927, N. Amer. Fl. 34, 4 : 289.

Tribe 5. ***Cichorieae*** Lam. et DC., 1806, op. cit.: 255 (syn. *Lactuceae* Cass., 1819, tom. cit.: 151).

Tribe 6. ***Gundelieae*** DC. ex Lecoq et Juielet, 1831, Dict. Rais. Term. Bot.: 306.

Tribe 7. ***Arctotideae*** Cass., 1819, tom. cit.: 159.

Subfamily V. ***Asteroideae*** (Cass.) Lindl., 1829. in J. C. Loudon, op. cit.: 1074 (syn. *Corymbioideae* Panero et Funk, 2002, tom. cit.: 910) .

Tribe 1. ***Corymbieae*** Panero et Funk, 2002, tom. cit.: 910.

Tribe 2. ***Senecioneae*** Cass., 1819, tom. cit.: 195 (syn. *Adenostyleae* Cass., 1819, tom. cit.: 201).

Tribe 3. ***Calenduleae*** Cass., 1819, tom. cit.: 161.

Tribe 4. ***Gnaphalieae*** (Cass.) Lecoq et Juillet, 1831, op. cit.: 296 (syn. *Filagineae* (O. Hoffm.) Poljak., 1967, Сист. происхожд. сложноцветн.: 311).

Tribe 5. ***Astereae*** Cass., 1819, tom. cit.: 195.

Tribe 6. ***Anthemideae*** Cass., 1819, tom. cit.: 192.

Tribe 7. ***Inuleae*** Cass., 1819, tom. cit.: 193 (syn. *Plucheeae* (Cass. ex Dumort.) A. Anderb., 1989, Canad. J. Bot. 67 : 2293).

Tribe 8. ***Heliantheae*** Cass. 1819, tom. cit. 189 (syn. *Ambrosioideae* Raf., 182 Ann. Gen. Sc. Phys. Bruxelles, 6 : 88; *Athroismeae* Panero, 2002, Proc. Biol. Soc. Wash. 115, 4: 917; *Bahieae* B. G. Baldwin, 2002, Syst. Bot. 27 : 192; *Chaenactideae* B. G. Baldwin, 2002, 1. c.; *Coreopsideae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, op. cit.: 1074; *Eupatorieae* Cass., 1819, tom. cit.: 202; *Helenieae* Lindl, 1829, 1. c.; *Madieae* Jepson, 1901, Fl. West. Middle Calif.: 486; *Millerieae* Lindl., 1829, 1. c.; *Neurolaeneae* Rydb., 1927, tom. cit.: 303; *Perityleae* B. G. Baldwin, 2002, 1. c.; *Polymnieae* (H. Rob.) Panero, 2002, tom. cit.: 919; *Tageteae* Cass., 1819, tom. cit.: 162).

Supersubtribe 1. ***Athroismodinae*** **(Panero et Funk) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Athroismae* Panero, Funk, 2002, Proc. Biol. Soc. Wash. 115, 4 : 917).

Supersubtribe 2. ***Heleniodinae*** **(Raf.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Heleniaceae* Raf., 1824, Cicinnati Lit. Gaz. 2 : 28).

Supersubtribe 3. ***Coreopsidodinae*** **(Lindl.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Coreopsideae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074).

Supersubtribe 4. ***Neurolaenodinae*** **(Rydb.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Neurolaeneae* Rydb., 1927, N. Amer. Fl. 34, 4 : 303).

Supersubtribe 5. ***Tagetodinae*** **(Cass.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Tageteae* Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88 : 162).

Supersubtribe 6. ***Chaenactidodinae*** **(Rydb.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Chaenactidinae* Rydb., 1914, N. Amer. Fl. 34, 1 : 31).

Supersubtribe 7. ***Bahiodinae*** **(Rydb.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Bahiinae* Rydb., 1914, N. Amer. Fl. 34, 1 : 63).

Supersubtribe 8. ***Polymniodinae*** **(H. Rob.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Polymnieae* H. Rob., 1978, Phytologia 41 : 43).

Supersubtribe 9. ***Helianthiodinae*** **(Cass.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Heliantheae* Cass., 1819, J. Phys. Chim. Hist. Nat. 88 : 189).

Supersubtribe 10. ***Milleriodinae*** **(Lindl.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Millerieae* Lindl., 1829, in J. C. Loudon, Encycl. Pl.: 1074).

Supersubtribe 11. ***Madiodinae*** **(Benth.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Madiinae* Benth., 1873, in Benth. et Hook. f., Gen. Pl. 2 : 198).

Supersubtribe 12. ***Peritylodinae*** **(Rydb.) C. Jeffrey supersubtribus nov.** (basionymum *Peritylinae* Rydb., 1914, N. Amer. Fl. 34, 1 : 11).

Supersubtribe 13. ***Eupatoriodinae*** (Cass.) C. Jeffrey, 2002, Бот. журн. 87, 1 : 11.

REFERENCES

Baldwin B. G., Wessa L. W., Panero J. L. Nuclear r DNA evidence for major lineages of helenioid *Heliantheae* (*Compositae*) // Syst. Bot. 2002. Vol. 27. N 1. P. 161—198.

Baldwin B. G., Wessa L. W., Panero J. L. Evolutionary insights from a putative taxonomic garbage can. Tribe *Helenieae* revisited and revised // Comp. Newslett. 2003. N 40. P. 6—7.

Bayer R., Breitweiser I., Dillon M. et al. Phylogeny of the *Gnaphalieae* based on three cp DNA sequences // Comp. Newslett. 2003. N 40. P. 8.

Bayer R. J., Greber D. G., Bagnall N. H. Phylogeny of Australian *Gnaphalieae* (*Asteraceae*) based on chloroplast and nuclear sequences, the *trnL* intron, the *trnL*/*trnF* intergenic spacer, *matK* and *ETS* // Syst. Bot. 2002. Vol. 27. N 4. P. 801—814.

Breitweiser I., Ward J. M., Wagstaff S. J. The relationships of *Haastia* (*Senecioneae*) // Comp. Newslett. 2003. N 40. P. 9.

Bremer K. Major clades and grades of the *Asteraceae* // *Compositae*: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994 / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beentje, Kew 1996. Vol. 1. P. 1—7.

Funk V. A., Chan R. A. A brief survey of the phylogeny of the *Arctoteae* (*Compositae*: *Cichorioideae* s. s.) // Comp. Newslett. 2003. N 40. P. 13—14.

Garcia-Jacas N., Garnatje T., Susanna A., Vilatersana R. Tribal and subtribal delimitation of the *Cardueae* (*Asteraceae*): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis // Molec. Phylogenet. Evol. 2002. Vol. 22. N 1. P. 51—64.

Greuter W., McNeill J., Barrie F. R. et al. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the sixteenth International Botanical Congress, StLouis, Missouri, July-Aug. 1999 // Regnum Vegetabile, 2000. Vol. 138. P. 1—18 + 1—474.

Jeffrey C. Sistematika slozhnotsvetnykh (*Compositae*) v nachale XXI veka // Bot. Jurn. 2002. T. 87. N 11. P. 1—15 (In Russian).

Jeffrey C. Phylogenetic trees are not for chopping // Bot. Jurn. 2003. T. 88. N 2. P. 1—4.

Keeley S. C., Chan R. The *Vernonieae*: searching for a new paradigm // Comp. Newslett. 2003. N 40. P. 19.

Kim H.-G., Loockerman D. J., Jansen R. K. Systematic implications of *ndhF* sequence variation in the *Mutisieae* (*Asteraceae*). Syst. Bot. 2002. Vol. 27. N 3. P. 598—609.

Maximova S. A. Carpology and taxonomy of the genus *Adenocaulon* Hook. *Compositae* // XVI Int. Bot. Congr. abstr. StLouis, 1999. P. 355.

Panero J. L., Funk V. A. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the *Compositae* (*Asteraceae*) // Proc. Biol. Soc. Wash. 2002. Vol. 115. N 4. P. 909—922.

Schilling E. E., Panero J. L. A revised classification of the subtribe *Helianthinae* (*Asteraceae* — *Heliantheae*) 1. Basal lineages // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 140. N 1. P. 65—76.

Takhtadjan A. L. Principia tectologica. SPb, 2001. 121 p. (In Russian).

Wagstaff S. J., Breitweiser I. Phylogenetic relationships of New Zealand *Asteraceae* inferred from ITS sequences // Pl. Syst. Evol. 2002. Vol. 231. N 1—4. P. 203—226.

РЕЗЮМЕ

На основании новых молекулярных данных внесены изменения в систему сложноцветных, ранее опубликованную автором. К подсем. *Mutisioideae* добавлена триба *Stifftieae*, в состав которой включены базальные роды небарнадезиевых, в том числе роды *Nouellia* и *Leucomeris*. К подсем. *Carduoideae* добавлены трибы *Gochnatieae*, *Hecastocleideae*, *Dicomeae*, *Pertyeae*. Триба *Tarchonantheae* принята в более узком смысле, к ней относятся лишь африканские роды *Brachylaena*, *Tarchonanthus* и, вероятно, *Oldenburgia*. В трибу *Dicomeae* включены другие африканские роды бывшей *Tarchonantheae* sensu lato, в трибу *Pertyeae* — азиатские. В подсем. *Cichorioideae* включена новая монотипная триба *Gymnarrheneae*, и род *Warionia* отнесен к трибе *Gundelieae*, так как он является сестринской группой до сих пор единственного рода этой трибы *Gundelia*. В подсем. *Asteroideae* новая триба *Corymbieae* выделена из трибы *Senecioneae* и триба *Heliantheae* разделяется на 13 надподтриб. Действительно, обнародованы следующие названия новых надподтриб: *Athroismodinae* (Panero et Funk) C. Jeffrey, *Heleniodinae* (Raf.) C. Jeffrey, *Coreopsidodinae* (Lindl.) C. Jeffrey, *Neurolaenodinae* (Rydb.) C. Jeffrey, *Tagetodinae* (Cass.) C. Jeffrey, *Chaenactidodinae* (Rydb.) C. Jeffrey, *Bahiodinae* (Rydb.) C. Jeffrey, *Polymniodinae* (H. Rob.) C. Jeffrey, *Helianthiodinae* (Cass.) C. Jeffrey, *Milleriodinae* (Lindl.) C. Jeffrey, *Madiodinae* (Benth.) C. Jeffrey, *Peritylodinae* (Rydb.) C. Jeffrey. Точное систематическое положение родов *Platycarpha* (*Carduoideae*/*Cichorioideae*?) и *Adenocaulon* (*Mutisioideae*/*Carduoideae*?) все еще не ясно. Род *Haastia* относится к трибе *Senecioneae*, роды *Isoetopsis* и *Denekia* должны быть выключены из трибы *Gnaphalieae*, роды *Anisopappus* и *Centipeda* являются базальными представителями трибы *Heliantheae* sensu lato. Еще обсуждается вопрос о том, как отличаются друг от друга филогенетическое древо, кладограмма и таксограмма; верхушки ветвей и узлы обозначают соответственно у филогенетического древа — живущие сейчас единицы эволюции (популяции) и общность предков (общие анцестральные популяции); у кладограммы — объектные источники информации (например, определенные части растительного организма, химические соединения, гены) и общность информации; у таксограммы — таксоны и общность ранга. Введен индекс гомоморфизма HI, выражающий степень гомоморфизма системы (таксограммы) и соответствующей кладограммы.

УДК 582.475.2 (575.65)

© О. А. Мочалова, Е. А. Андриянова

ОБ ИЗОЛИРОВАННЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

O. A. MOCHALOVA, E. A. ANDRIJANOVA. ON THE ISOLATED LOCALITIES OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) ON THE NORTH-EASTERN ASIA

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: mochalova@ibpn.kolyma.ru; andria@ibpn.kolyma.ru
Поступила 07.04. 2004

Дан обзор имеющихся сведений о реликтовом местонахождении ели сибирской — *Picea obovata* Ledeb. на юге Магаданской обл. в бассейне р. Ямы (между 59°48' и 59°32' с. ш., 153°20' и 153°57' в. д.), расположенных в 650—700 км от основного ареала. Подробно описано распространение ельников в этом изолированном местонахождении. Охарактеризованы различные типы долинных и склоновых лесов с участием ели, произрастающих по рекам Яма, Студеная, Халанчига. Рассмотрены особенности семеношения, оценено возобновление ели. Обсуждается вопрос о происхождении реликтового елового острова, показано, что в настоящее время нельзя определенно сказать, пережила ли в бассейне р. Ямы ель сартанское оледенение, сохранившись с времен плейстоцена, или же ельники имеют более молодой, раннеголоценовый возраст. Современная динамика ареала ели на изученной территории свидетельствует о его расширении. Охарактеризована реликтовая темнохвойнотаежная флора в бассейне р. Ямы и на близлежащих участках североохотского побережья.
Ключевые слова: изолированные местонахождения, *Picea obovata*, Магаданская обл.

Изолированные местонахождения основных лесообразующих пород — важнейшие ботанико-географические рубежи, привлекающие внимание многих исследователей. Еловые «острова» изучались в основном на полярном пределе, на границе с тундрой и лесотундрой на европейском Севере и в Сибири. На крайнем Северо-Востоке Азии произрастают 2 вида елей — *Picea obovata Ledeb.* и *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., последнему из которых посвящена бóльшая часть исследований. На свою северную границу ареала *P. ajanensis* выходит изолированными участками, нередко весьма удаленными друг от друга (Манько, 1983). На северном пределе распространения в континентальной части Аяно-Майского р-на Хабаровского края аянская ель замещается елью сибирской (Манько, Ворошилов, 1971), которая в дальневосточной части ареала изучена слабо.

Северо-восточная граница ареала *Picea obovata* в Якутии восточнее р. Лены имеет практически меридиональное направление, в Хабаровском крае она сменяет направление и проходит примерно по 58—59° с. ш., выходя к Охотскому морю около 56° с. ш. Л. Н. Тюлиной приводятся геоботанические описания нескольких типов пойменных и горных ельников в бассейнах рек Учур, Юдома и Мая. В бассейне р. Учур в поймах представлены как леса только из ели сибирской, так и из обоих видов елей (сибирской и аянской), причем подрост и состояние *P. ajanensis* в этих сообществах значительно лучше (Тюлина, 1962). По долинам рек Юдомы и Маи ельники развиваются во внешних частях поймы на месте выпадающих тополевников или ивняков, а при дальнейшем старении поймы они сменяются лиственничниками (Тюлина, 1959).

Изолированный участок ареала *P. obovata* расположен на юге Магаданской обл. в бассейне нижнего течения р. Ямы — «Ямский еловый остров». Он оторван на 600—700 км от ближайших местонахождений ели сибирской на Охотском побережье, которые находятся южнее мыса Нагдан, около 58°30' с. ш.; в нижнем течении р. Амки, притока р. Ульи, около 59°00 ' с. ш., и по рекам Укача и Утайка в бассейне р. Юдомы. Однако в предыдущих работах, например во «Флоре СССР» (Комаров, 1934), граница ареала ели проведена ошибочно — по р. Алдан от 64° с. ш. на юг и далее параллельно берегу Охотского моря вдоль 59—60-й параллели до Ямского рефугиума. Е. Г. Бобровым (1978) про существование Ямского елового острова вообще не упоминается.

Данные по распространению и конкретные описания нескольких типов лесов с участием ели в Ямском рефугиуме опубликованы В. Н. Васильевым (1939, 1945), Г. Ф. Стариковым (1958), З. М. Науменко (1964), А. В. Шаткаускасом и Н. Г. Волобуевой (1983), Е. А. Андрияновой и О. А. Мочаловой (2002). Отдельные сведения о флоре и растительности в Ямских ельниках имеются в работах А. П. Хохрякова (1979, 1989), В. А. Розенберга и В. Н. Дюкарева (1986), А. Н. Беркутенко (1987, Berkutenko, 1995), А. Н. Беркутенко и др. (1989), Н. С. Павловой и В. В. Якубова (1998). F. H. Schweingruber (Швейцария) провел дендрохронологическое изучение ели из долины р. Ямы на отрезке с 1788 по 1994 гг., материалы которого опубликованы в Интернете на сайтах Мирового центра данных по Палеоклиматологии WDC и в «Банке хронологии древесных колец Института экологии растений и животных» (Schweingruber, http //...).

Известно о произрастании одного дерева ели (высота около 30 м, диаметр 92 см, возраст 360 лет) в окрестностях г. Магадана, однако видовая принадлежность этого срубленного в 1940 г. экземпляра трактуется по-разному: как *P. obovata* (Васьковский, 1958) или как *P. ajanensis* (Стариков, 1958). В последнее десятилетие в Северном Приохотье было описано еще 2 местонахождения елей на р. Буочах (59°30' с. ш., 152°50' в. д.) — лиственнично-еловый массив (площадью около 1 км^2), находящийся в 70 км юго-западнее Ямского рефугиума (Мочалова, 1996), и на ручье Средний, впадающем в залив Бабушкина (59°25' с. ш., 153°20' в. д.), — компактная группа из 30 кустовидных елей площадью менее 50 м^2 в разреженном кустарничково-вороничном лиственничнике в 40 км к югу от ближайших ельников (Кузнецова, Мочалова, 1996).

Отметим, что имеются сведения еще об одном изолированном месте произрастания ели, существовавшем на Чукотке в бассейне р. Майн, где в 1929 г. В. Ф. Овсянниковым была найдена группа из *P. ajanensis*, в которой растения при высоте около 15 см и диаметре ствола в несколько мм имели 20-летний возраст и были сильно угнетены. Позднее эта находка ели, оторванная от сплошного ареала на 1500 км, не подтвердилась (Сочава, 1933; Кожевников, Украинцева, 1992).

В данной статье обобщены результаты исследования флоры и растительности, проводившегося нами с 2000 по 2003 гг. в бассейне нижнего течения р. Ямы, а также зимнего рекогносцировочного обследования распространения ельников в марте 1999 г.

Характеристика района исследований

Река Яма — одна из наиболее крупных рек северной части бассейна Охотского моря, имеющая в среднем и нижнем течении хорошо выработанную пойму шириной до 5 км. В своем нижнем течении она пересекает Ямскую низменность,

представляющую собой всхолмленное пространство с озерно-аллювиальными комплексами и отдельными горными останцами (Егорова, 1985). С юга низовья р. Ямы защищены от охлаждающего влияния моря Ямскими горами.

Бассейн нижнего течения р. Ямы расположен в зоне с умеренно континентальным и морским климатом, характерным для тундры и лесотундры (избыточное увлажнение, холодное лето, снежная зима, сильные ветры). Ямский еловый рефугиум находится в зоне менее сурового варианта — климата облесенных пространств (Клюкин, 1970). Среднегодовая температура воздуха составляет +5.2 °C, годовое количество осадков — 519 мм. Положительные температуры удерживаются с третьей декады мая по третью декаду октября. Средняя многолетняя температура самого теплого месяца (августа) составляет +12.1 °C, а самого холодного (января) — –22.0 °C (Прикладной..., 1960). Характерна контрастная дифференциация территории по микро- и мезоклиматическим характеристикам, даже при незначительном удалении от моря резко усиливается континентальность климата. Кроме того, выражена высотная дифференциация климата, на каждые 100 м подъема наблюдается снижение сумм положительных температур на 5—8 °C и сокращается продолжительность безморозного периода. Зимой, в связи с инверсией, температура воздуха в горах выше, чем в межгорных впадинах. На склонах южных экспозиций и в закрытых узких долинах суммы положительных температур на 400—600 °C выше, чем на северных склонах (Клюкин, 1970). Территория расположена в области распространения многолетней мерзлоты островного типа (Томирдиаро, 1970). В пойме р. Ямы мерзлота не встречена (Мажитова и др., 1988).

В долине р. Ямы существует несколько разновысотных уровней. На низкой пойме (высотой до 1.5 м относительно уреза воды) произрастает молодая ивово-чозениевая поросль или заросли ольхи на слоистом аллювии с аллювиальными мелкодерновинными кислыми почвами. На средней (1.5—2.0 м) и высокой (2.0—2.5 м) поймах обычны аллювиальные дерновые кислые оторфованные или глееватые почвы. На старопойменных уровнях (2.5—3.0 м) развиты кислые остаточно-аллювиальные торфянистые и дерновые почвы. В зеленомошно-разнотравном лиственничнике с елью отмечены остаточно-аллювиальные кислые перегнойные почвы. Надпойменные террасы различных уровней имеют высоту 3.0—10.0 м (Егорова, 1985; Мажитова и др., 1988).

По геоботаническому районированию А. Т. Реутт (1970), бассейн нижнего течения р. Ямы отнесен к горной области кедровых стлаников и лиственнично-березовых лесов Охотского побережья Охотской океанической провинции лиственничных редколесий и лесов. Для области характерно широкое распространение кедровых стлаников и каменноберезняков; в поймах преобладают тополево-чозениевые леса и ивняки, на вершинах гор (гольцах) — горные тундры, на остальных пространствах — лиственничные леса и редколесья (Реутт, 1970). Б. А. Юрцев (1974) рассматривает эту территорию в составе Охотской приморской подпровинции Северо-Охотской провинции Бореальной флористической области. При районировании Магаданской обл. А. П. Хохряков (1985) отнес ее к Прибрежно-Охотскому флористическому району.

Распространение ели в Ямском еловом острове

Наиболее подробная характеристика лесов с участием елей и их распространения даются в статьях В. Н. Васильева (1945) и З. М. Науменко (1964). Согласно им, ель встречена в 10 изолированных местонахождениях, 4 из которых расположены в низовьях долины р. Яма, 5 — по ее крупным притокам — рекам Студеная (1),

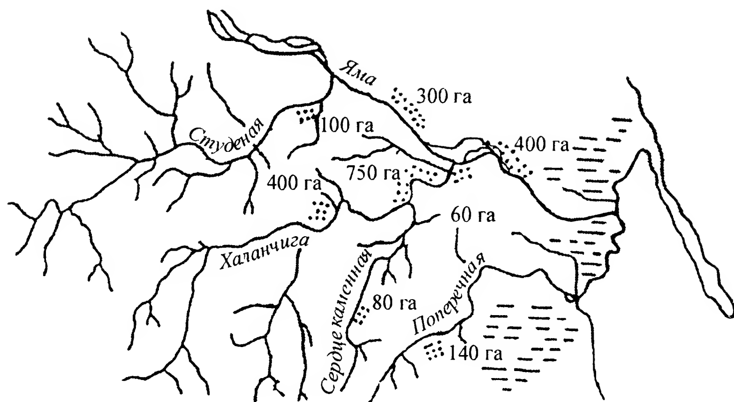


Рис. 1. Схематическая карта расположения очагов произрастания ели (обозначены точками) в бассейнах рек Ямы и Поперечной по данным З. М. Науменко (1964).

Халанчига (3), на притоке последней — р. Сердцекаменной (1). 1 местонахождение расположено в верховьях р. Поперечной, впадающей в Ямский лиман (рис. 1). Примерная площадь ельников составляла в 1960-х годах около 22.3 км^2, а размеры каждого из очагов — от 0.6 до 4 км^2. Распространение смешанных еловых лесов охарактеризовано как диффузно-очаговое среди долинных лиственничных и чозениево-тополевых лесов, реже — на пологих склонах среди лиственнично-каменноберезовых лесов и стланиково-ерниковых лиственничников. Очаговое распространение ельников связано с особенностями почвенных условий, в первую очередь с увлажнением. В середине XIX в. ель была распространена шире и встречалась почти около устья р. Ямы (Булычев, 1856), на 20 км ниже по течению от современной границы, где она впоследствии была вырублена.

По нашим данным, лесные массивы с участием ели занимают значительно бóльшие площади. В долине р. Ямы между реками Хурчан и Халанчига они занимают более 20 км^2, причем участки долины, на которых ель отсутствует (или произрастает единично), не превышают 3—5 км, тогда как по З. М. Науменко ельники на этом участке растут в виде 3 массивов площадью около 4 км^2. Наиболее крупные массивы ельников расположены по правому берегу р. Ямы в 8—10 км ниже устья р. Студеной и на междуречном приустьевом участке рек Халанчиги и Ямы (рис. 2). Елово-лиственнично-каменноберезовые леса встречаются между реками Студеная и Халанчига по склонам их низкого водораздела, где их площадь составляет не менее 10 км^2. По долине р. Халанчиги ельники произрастают на участке протяженностью более 25 км, преимущественно на левом берегу. Крайние местонахождения елей расположены между 59°48' и 59°32' с. ш., 153°20' и 153°57' в. д.

Некоторые особенности структуры лесов с участием ели в Ямском рефугиуме

Леса с участием ели, где она не является доминантом в лесных формациях и представлена в виде примеси в составе долинных и склоновых лесов, наиболее сложны по флористическому составу и строению на североохотском побережье.

В долинах ель встречается на всех пойменных уровнях, за исключением низкой поймы: отдельные ели изредка растут даже на крупных островах. На средней пойме ель произрастает в ивово-тополевых, (кустарниково-высокотравных и кустарнико-

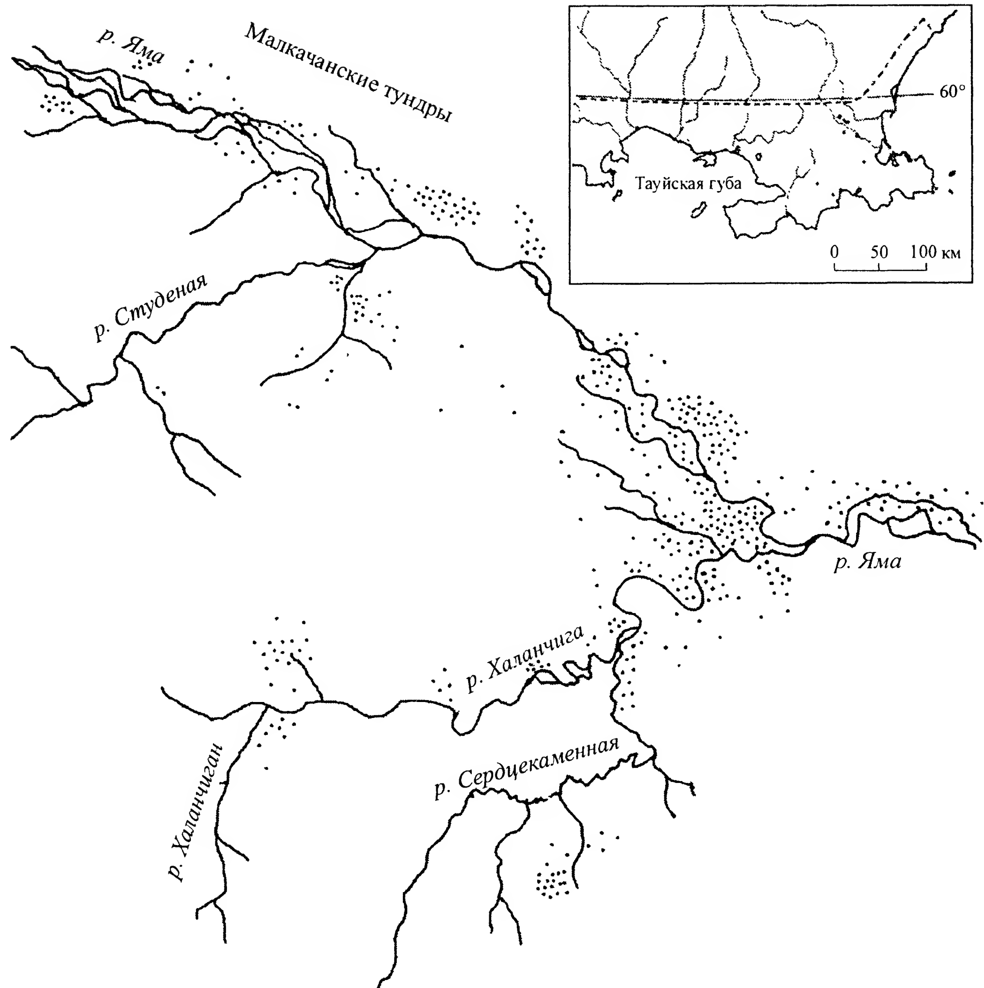


Рис. 2. Современное распространение лесов с участием *Picea obovata* в бассейне р. Ямы.

во-разнотравных) лесах с участием лиственниц и елей. В древостое обычны *Populus suaveolens*,[1] *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *Alnus hirsuta*. Кустарниковый ярус образуют *Rosa amblyotis*, *Betula middendorffii*, *Spiraea salicifolia*, *S. beauverdiana*, *Ribes triste*. В травостое (высотой до 1—1.3 м) обычны *Arctagrostis arundinacea*, *Glyceria lithuanica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia opulenta*, *Cacalia hastata*, *Senecio cannabifolius*, *Aruncus dioicus*, *Thalictrum sparsiflorum*, *Carex pallida*, *Impatiens noli-tangere*, *Equisetum sylvaticum* и др.

Наиболее распространены в долинах рек елово-лиственничные, тополево-елово-лиственничные леса на старой и высокой пойме. Преобладают среди них высокотравные и закустаренные вейниково-разнотравные группировки, несколько реже отмечены хвощово-разнотравные и кустарничково-зеленомошные. В первом древесном ярусе обычны в различных сочетаниях лиственница, ель и изредка *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla*, во втором — *Larix cajanderi*, *Picea obovata*, *Alnus hirsuta*, *Sorbus sibirica*. Хорошо развит разновозрастный многочисленный

[1] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

подрост лиственницы, ели и ольхи; ель в нем менее обильна, чем лиственница. В густом (сомкнутость 0.3—0.6) кустарниковом ярусе обычны *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea salicifolia*, *S. beauverdiana*, *Betula middendorffii*, изредка растут *Juniperus sibirica* и *Pinus pumila*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Calamagrostis langsdorffii*, *Cacalia hastata*, *Senecio cannabifolius*, *Veratrum oxysepalum*, *Aruncus dioicus*, *Thalictrum sparsiflorum*, *Carex pallida*, *C. falcata*, *Avenella flexuosa*, *Fimbripetalum radians*, *Equisetum sylvaticum* и др.

В долинах рек Ямы и Халанчиги ель встречается также в составе следующих сообществ.

1. Елово-лиственничные кедровостланиково-кустарниковые кустарничково-разнотравные леса по старой пойме. В кустарниковом ярусе обычны *Betula middendorffii*, *Pinus pumila*, а в травяно-кустарничковом — *Carex globularis*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola incarnata*, *Coptis trifolia*, *Aconogonon tripterocarpum* и др.

2. Елово-лиственничные кустарничково-разнотравно-моховые леса по высокой и старой пойме. Под пологом древостоя обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *Coptis trifolia*, *Trientalis europaea*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Moehringia lateriflora*, *Aruncus dioicus* и др.

3. Елово-лиственничные кустарничково-моховые леса во внешней части надпойменной террасы, на сырых участках шлейфа склона террасы Малкачанских тундр (в травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *C. cinerea*, *Rubus arcticus*, *Ledum decumbens* и др.).

4. Ивово-тополево-лиственничные кустарниково-разнотравные леса с елью по высокой и старой пойме. Изредка под пологом произрастают отдельные кусты кедрового стланика. В травостое обычны *Arctagrostis arundinacea*, *Artemisia opulenta*, *Cacalia hastata*, *Aruncus dioicus*, *Thalictrum sparsiflorum*, *Carex pallida*, *Equisetum sylvaticum*, *Moehringia lateriflora*.

5. Отдельные ели (молодые деревья 2-го яруса древостоя) также отмечены среди высокотравных ивово-ольховых зарослей вдоль старых русел (проток) на высокой и старой пойме.

6. На сухих участках надпойменных террас местами произрастают редкостойные (парковые) елово-лиственничные леса (с сомкнутостью древостоя 0.2—0.3), для которых характерны редкий кустарниковый ярус (сомкнутость 0.2) из *Juniperus sibirica*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea* и злаково-разнотравный покров из *Festuca altaica*, *Helictotrichon dahuricum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Clematis fusca*, *Cacalia hastata*, *Carex falcata*, *Coptis trifolia*, *Geranium erianthum* и др. Наибольшие площади они занимают в низовьях р. Халанчиги (по ее левому берегу).

7. Местами они соседствуют с редкостойными ельниками со сходным кустарниковым и травяно-кустарничковым ярусами. В древостое этих сообществ доминирует ель, которая в отличие от других мест произрастания имеет правильную узкопирамидальную крону. Однако в подобных парковых лесах подрост ели очень малочислен. Отдельно стоящие ели и лиственницы произрастают на закустаренных (*Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*) сухих злаково-разнотравных лугах, преобладают старые, перестойные деревья.

Таким образом, в речных долинах пойменные ивово-тополевые леса сменяются как лиственничными, так и елово-лиственничными лесами. Однако по мере изменения пойменных условий ель выпадает из состава древостоя этих лесов, но происходит это медленно, в большинстве случаев на протяжении жизни нескольких поколений елей.

Особый интерес представляют местонахождения ели за пределами речной долины. Ранее было известно единственное такое местонахождение в среднем течении р. Халанчиги, площадью около 3 км^2, однако леса с участием ели вне пойм распространены гораздо шире.

Наиболее уникальными являются елово-каменноберезовые леса на склоне южной экспозиции, где старые и мощные ели превышают по высоте березы (*Betula lanata*), а ель в древостое имеет сомкнутость 0.2—0.4. Под пологом древостоя растут *Alnus hirsuta*, *Duschekia fruticosa*, *Sorbus sambucifolia* и *Lonicera chamissoi.* Преобладают высокотравные и папоротниково-разнотравные группировки (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Senecio cannabifolius*, *Veratrum oxysepalum*, *Aconitum ajanense*, *Thalictrum contortum*, *Aruncus dioicus*, *Equisetum sylvaticum* и др.). Встречаются виды, очень редкие в Охотии. но обычные в каменноберезняках на Камчатке, например *Senecio cannabifolius*, *Streptopus amplexifolius*, *Angelica genuflexa.* Данные сообщества, впервые обнаруженные в Охотии, существуют на р. Сердцекаменной по склонам низкого водораздела в 12 км от ее устья. Отметим, что с другой стороны хребта произрастают лиственничники с елью в долине р. Поперечной, подробно охарактеризованные В. Н. Васильевым (1945).

Лиственничники с фрагментами елово-лиственничных лесов спорадически произрастают по склонам низкого водораздела рек Халанчига и Студеная и изредка по правобережью р. Халанчиги. Ель в них в 1-й ярус выходит редко; наиболее высокие деревья отмечены по мелким распадкам и лощинам. Под пологом развиты мощные заросли кедрового стланика, достигающего 2—2.5 м выс., с *Betula middendorffii* и *Spiraea beauverdiana.* Преобладают кустарничковые, разнотравно-кустарничковые и кустарничково-зеленомошные группировки (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Coptis trifolia*, *Empetrum sibiricum*, *Carex globularis*, *C. pallida*, *Equisetum sylvaticum*, *Avenella flexuosa*, *Aconogonon tripterocarpum* и др.). На хорошо дренированных участках склонов в лесах с елью изредка встречаются злаково-разнотравно-кустарничковые группировки, где наряду с вышеперечисленными видами обычны *Calamagrostis langsdorffii*, *Festuca rubra*, *Poa nemoralis*.

Реже на склонах ель растет в составе каменноберезово-елово-лиственничных лесов с мощными зарослями кедрового стланика под пологом древостоя. В подлеске обычны *Betula middendorffii*, *Spiraea beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia*. Преобладают разнотравно-кустарничковые группировки с *Vaccinium uliginosum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Coptis trifolia*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *E. arvense*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Veratrum oxysepalum*, *Maianthemum dilatatum*. Эти сообщества приурочены к склонам, обычно защищенным от преобладающих зимой ветров, с более мощным снеговым покровом.

На террасированных склонах и на низких седловинах местами встречаются заболоченные кустарничково-моховые лиственничные редколесья с одиночными елями, высотой не более 3 м, имеющие низкий бонитет. Группы из угнетенных елей отмечены также в заболоченных кустарничково-сфагновых лиственничных редколесьях на реках Студеная и Халанчига (нам известно 3 подобных местопроизрастания), где покрытие сфагновыми мхами составляет до 40 %, а в травяно-кустарничковом ярусе произрастают *Eriophorum vaginatum*, *Carex cinerea*, *C. rariflora*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia* и др.

Предел распространения ели находится на высоте не менее 350 м над ур. м., тогда как верхнюю границу лесной растительности на данном участке формируют береза (*Betula lanata*) и лиственница на высотах 400—500 м над ур. м. Участие ели в составе древостоев резко уменьшается с высотой, обедняется и состав нижних яру-

сов. На верхнем пределе растут как единичные ели, так и небольшие группы деревьев 3—5 м выс. обычно с однобокой колонновидной кроной, которые в основном отмечены в местообитаниях с проточным увлажнением, в истоках небольших ручьев. Ель на высотном пределе встречается в различных типах леса. Наиболее часто она отмечена среди кедрово-стланиковых кустарничково-зеленомошных лиственничников, в которых сформировались участки с более редкостойным лиственничным древостоем (сомкнутость 0.5—0.7) и с *Larix cajanderi* и *Alnus hirsuta* во 2-м ярусе. В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0.8—1.0) наряду с *Pinus pumila* произрастают *Duschekia fruticosa*, *Betula middendorffii.* В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Ledum decumbens*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Coptis trifolia*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Veratrum oxysepalum* и др. Отметим, что ель обычно произрастает рядом с *Alnus hirsuta*; имеется немногочисленный жизнеспособный подрост елей.

На некоторых участках на высотном пределе отдельные ели произрастают в составе лиственнично-каменноберезовых лесов с разреженным стланиковым ярусом (сомкнутость 0.5—0.7), в составе которого большое участие принимает *Duschekia fruticosa*. Травяно-кустарничковый ярус более разнообразен, чем в охарактеризованных выше лиственничниках (наряду с вышеперечисленными видами растут *Carex pallida*, *Equisetum sylvaticum*, *Avenella flexuosa* и др.), преобладают разнотравно-кустарничково-зеленомошные и кустарничково-разнотравные группировки. В них также ель нередко произрастает рядом с *Alnus hirsuta*, а немногочисленный еловый подрост более разновозрастный, чем в лиственничниках. Подобные леса отмечены на склонах, защищенных от воздействия преобладающих в зимний период ветров. Детальное исследование высотного предела елей затруднено из-за мощного развития кедровых стлаников и трудностью исследования лесов в летний период.

Рассматривая особенности топографического размещения елей во внепойменных урочищах в Ямском рефугиуме, отметим значительную разницу «оптимальных» мест произрастания, т. е. экотопов, где состояние елей наилучшее. На склонах на вертикальном пределе распространения елей леса с ее участием приурочены к участкам с повышенным поверхностно-проточным увлажнением, которые, видимо, отличаются по мерзлотному режиму почв. Заросли ольхи и ольховника, преобладающие на подобных участках, характеризуются более мягкими и теплыми микроклиматическими характеристиками (А. В. Алфимов, устное сообщение). В то же время на надпойменных террасах и на старой пойме наиболее крупные ели с правильной пирамидальной кроной и ели с максимальным количеством шишек произрастают на хорошо дренированных высоких сухих увалах, на супесчаных почвах.

Таким образом, при исследовании «экстремальных» мест произрастания елей специального изучения требуют особенности почвенного увлажнения, уровень теплообеспеченности и другие факторы.

Особенности плодоношения и возобновления ели

Естественное возобновление ели в Ямском рефугиуме удовлетворительное, о чем свидетельствуют хорошо выраженная тонкомерная часть древостоя и большое количество разновозрастного подроста. Высокая жизненность елей и успешное естественное возобновление указывают на устойчивость фитоценотических позиций этой породы. Жизнеспособный разновозрастный подрост ели существует во всех типах лесов. В долинных лесах наибольшее количество разновозрастного подроста отмечено в тополево-лиственничных, кедровостланиково-кустарниковых разно-

травных лесах и в елово-лиственничных, кедровостланиково-кустарниковых и кустарничково-разнотравных лесах. В последних на участках, где количество елового подроста не уступает лиственничному, в дальнейшем, видимо, светолюбивая лиственница может быть вытеснена елью. В смешанных лесах по склонам еловый подрост развит во всех типах лесов. В кедровостланиковых лиственничниках с единичными елями низкого бонитета на склонах разновозрастный подрост елей распределен неравномерно, куртинами и сконцентрирован около временных водотоков.

Особое внимание нами было уделено исследованию семенного возобновления елей. Г. Ф. Стариков (1958) указывал, что хорошее семеношение елей в Ямском еловом острове, скорее всего, наблюдается раз в 6—7 лет. О. В. Лавриненко и И. А. Лавриненко (2003) отмечают, что в тундровых островных ельниках, несмотря на обилие шишек, семена вызревают редко, по некоторым данным — раз в десятилетие. Начиная с 2001 г. ежегодно оценивалось плодоношение ели в долине р. Яма. Наибольший урожай шишек был отмечен в 2002 г. Раскрытие отдельных шишек начинается в первой декаде сентября, в 2002 г. 6—7 сентября уже были отмечены отдельные раскрытые шишки.

Бóльшая часть нормально развитых шишек расположена в верхней части кроны елей, в средней части кроны их мало, много однобоких, недоразвитых шишек. На хорошо освещенных частях кроны шишек обычно больше, чем в тени. Плодоносит ель в различных типах лесов неравномерно. В долинных лесах наибольшее количество шишек созревает на елях, растущих по опушкам и на отдельно стоящих деревьях, где отмечены крупные шишки (длиной до 55—58 мм) с наибольшим количеством семян (до 148). В преобладающих по занимаемой площади долинных елово-лиственничных и тополево-елово-лиственничных лесах на елях шишек мало, они меньшего размера с небольшим количеством жизнеспособных семян. Интересно отметить, что деревья, растущие на высокой пойме около края свежего речного обрыва (в местах, где река прокладывает себе новое русло) и хорошо освещенные, практически не плодоносят. Возможно, здесь вступает в силу фактор неудовлетворительного гидрологического режима почвы или недостаточного минерального питания из-за сильного дренажа. В лиственничниках кедровостланиковых с единичными елями по склонам сопок плодоносящие ели отмечались очень редко, причем шишки, как правило, были недоразвиты.

Шишки ели из Ямской популяции мелкие, цилиндрической, реже узкояйцевидной формы, их размеры: длина 51.3 ± 9.9 мм, ширина 15.8 ± 1.9 мм, а по данным Г. Ф. Старикова (1958), длина — 6.5 см, ширина — 2.8 см. Семенные чешуи преимущественно округлые цельнокрайные, длина 11.8 ± 1.2 мм, ширина 10.3 ± ± 0.6 мм; среднее количество семенных чешуй в шишке — 85—90. Размеры «ямских» шишек находятся на нижнем пределе стандартных размеров шишек ели, которые составляют 5—8 × 2—4 см, при среднем значении длины для вида 6.2 см (Правдин, 1975). На примере предтундровых лесов Урала было показано, что при ухудшении климата и гидрологического режима наблюдались уменьшение длины шишек до 40— 45 мм и резкое снижение в них количества семян. Для сравнения, в таежной зоне Урала длина шишек составляет 55—70 мм (Мамаев, 1972; Мамаев, Попов, 1989).

Среднее количество семян в 2002 г. составляло 50 ± 31 шт. при средней длине шишек 54.6 ± 10.4 мм (15 % шишек были пустыми). В 2003 г. процент пустых шишек был гораздо выше — более 60, а количество семян в «полных» шишках при их средней длине 37.0 ± 5.0 мм не превышало 30 шт. Качество семян ели в Ямском рефугиуме в сравнении с другими частями ареала очень низкое. Всхожесть семян, собранных в 2002 г., составила 15 % и 37 % полных семян остались непроросшими,

т. е. общее количество жизнеспособных семян равнялось 52 %. Качество семян сбора 2003 г. было выше, несмотря на низкий урожай шишек: проросло 28 % семян, остались непроросшими — 37 %. Проверка качества семян ели, собранных в феврале 1956 г., проведенная Г. Ф. Стариковым (1958), показала, что всхожесть семян составляла 13 %, а 44 % семян были пустыми. Для сравнения укажем, что средняя всхожесть семян ели сибирской из европейских и восточносибирских популяций равняется 82 % (Мамаев, Попов, 1989).

Вес 1000 семян с крылаткой из Ямской популяции ели составляет 2.6 г (по данным Г. Ф. Старикова (1958), вес 1000 обескрыленных семян — 2.25 г). Длина семян 3.5 ± 0.7 мм, ширина 2.6 ± 0.5 мм, длина с крылаткой 10.8 ± 2.1 мм. Согласно С. А. Мамаеву и П. П. Попову (1989), средняя длина семян ели сибирской около 4 мм, ширина 2.0—2.3 мм, вес 1000 семян изменяется от 0.5 до 5.5 г. Вес 1000 семян в пределах 2.5—3.0 г характерен для предтундровых лесов, экстремальных местообитаний на пределе распространения вида.

Морфометрическая обработка 400 хвоинок, отобранных на взрослых высокобонитетных деревьях на высоте около 1.5 м, показала, что длина хвоинок составляет 14.87 ± 2.57 мм, диаметр — 1.09 ± 0.13 мм. С. А. Мамаевым и П. П. Поповым (1989) было показано, что географическое местоположение популяций *Picea obovata* влияет на процессы роста, определяющие размеры хвои и шишек. При продвижении на север уменьшаются как размеры хвои, так и размеры шишек. В западной части ареала *P. obovata* длина хвои в лесотундре составляет 10—11, в предтундровых лесах — 11—12, в северной тайге — 12—13, в средней тайге — 12—14 мм (Мамаев, Попов, 1989). Ямская популяция по размеру хвои соответствует елям из среднетаежной зоны, но, возможно, длина хвои в нашем случае искусственно завышена, так как все образцы отбирались из нижней части кроны, где размеры хвои обычно наибольшие.

Происхождение Ямского реликтового елового острова

Время и причины возникновения изолированных местонахождений деревьев к северу от современной границы связаны в первую очередь с динамикой их ареала в плейстоцене—голоцене. Ель — эдификатор темнохвойных лесов, ее ископаемые остатки известны далеко за пределами современного ареала. В доледниковое время темнохвойные леса были широко распространены на северо-востоке Азии. В раннем—начале среднего плейстоцене, в связи с развитием горно-долинного оледенения и изменениями климата, темнохвойная тайга, ранее существовавшая в верхнем поясе гор, спустилась на их нижние уровни и межгорные равнины. Темнохвойные леса в более континентальных условиях частично вытеснялись лиственничными формациями (Малышев, Пешкова, 1984). В течение плейстоценового и голоценового периодов, богатых геологическими и климатическими событиями, ареал *Picea obovata* многократно изменялся. Данные о северо-восточной части современного ареала ели сибирской отрывочны, видимо, между 9 и 8 тыс. лет назад ель достигла современной границы своего ареала в нижнем течении р. Лены. Материалов, чтобы судить о времени происхождения и изоляции островного местонахождения елей в долине р. Ямы, не достаточно (Кременецкий, МакДональд и др., 1996). Палинологические исследования в бассейне нижнего течения р. Ямы не проводились.

На крайнем северо-востоке Азии в плейстоцене происходили изменения уровня моря, неотектонические подвижки, перераспределение речного стока, трижды были горно-долинные оледенения, многократно изменялся климат. Межледниковая фаза в середине плейстоцена со сравнительно теплым климатом зна-

менуется морскими трансгрессиями. Во время казанцевского межледниковья (128—74 тыс. лет назад) в первую морскую трансгрессию сформировались близкие к современным очертания берегов северного побережья Охотского моря (Биске, 1975; Кулаков, 1980). Растительность, сходная с современной в южной Охотии и в центральной части Камчатки, в этот период доходила до бассейнов рек Пенжины и Анадыря. Наступившее затем зырянское оледенение отодвинуло северную границу лесов к югу и вызвало вымирание темнохвойных пород на больших территориях (Толмачев, Юрцев, 1968; Гитерман, 1985).

Каргинское межледниковье (60—27.4 тыс. лет назад) рассматривается как эпоха, характеризующаяся климатическими условиями, близкими к современным. В Северном Приохотье слои, датированные примерно 30—33 тыс. лет назад (отложения на р. Танон, примерно в 150 км западнее Ямского елового острова), имеют споропыльцевые спектры, близкие к спектрам современных лесотундровых сообществ. Видимо, в каргинский интервал в северном Приохотье широко распространялись лиственничные лесотундры, чередовавшиеся с осоково-злаковыми и кустарничковыми тундрами. По речным долинам существовали редкостойные лиственничные леса, включавшие ель, а по горным склонам — заросли кедрового стланика (Ложкин, Глушкова, 1997).

В период сартанского оледенения (27.4—12.5 тыс. лет назад) в условиях максимального похолодания климата в Северном Приохотье господствовала тундровая растительность — злаково-осоковые, злаково-моховые, а по низким склонам и речным долинам — кустарничковые и ерниковые тундры. В долинах местами сохранялись участки лиственничной лесотундры (Андерсон и др., 1997). Ледники в прибрежных районах существовали на высоте 400—500 м над ур. м., мощность и участие долинных ледников в Приохотье увеличивались в восточном направлении, а по мере удаления в глубь материка интенсивность оледенения заметно падала (Глушкова, 1982). Вертикальная граница леса значительно снизилась. Среднегодовые температуры были несколько выше современных за счет повышения зимних, которые компенсировались понижением летних. В целом климат был более суровым и сравнительно сухим. Растительность отличалась от современной, скорее, количественными, чем качественными, чертами (Васьковский, 1958). Граница суши северного и северо-западного побережья Охотского моря около 21.5 тыс. лет назад проходила в среднем в 100—120 км южнее современной. Эта сравнительно узкая полоса погрузившейся впоследствии суши, видимо, была убежищем для древесной и кустарниковой растительности в течение ледниковых периодов позднего плейстоцена, где переживали оледенение *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Chosenia arbutifolia*, *Betula platyphylla*, *B. fruticosa* и др. (Ложкин, 2002).

Окончательно становление современной береговой линии на севере Охотского моря произошло в конце плейстоцена—начале голоцена (Кулаков, 1980). В бореальный период голоцена, в период климатического оптимума около 8 тыс. лет назад во многих частях ареалов произошло максимальное продвижение лесов и крупных кустарников на север в зону тундр. Примерно 8.3 тыс. лет назад быстро распространился кедровый стланик, достигнув современных границ ареала. Около 6.5—6 тыс. лет назад в Северном Приохотье господствовали светлохвойные лиственничники, возможно, с участием берез. Верхняя граница леса была выше современной примерно на 500 м. Кедровый стланик формировал в горах самостоятельный пояс. Летний климат характеризовался летними температурами и количеством осадков, превышающими современные (Андерсон и др., 1997; Ложкин, Глушкова, 1997).

Таким образом, в Северном Приохотье в долинах рек лиственничные леса с фрагментами ельников были более или менее широко распространены в период

последнего каргинского межледниковья. Ботанико-географическая интерпретация дальнейших событий конца плейстоцена—начала голоцена может быть двоякой.

Можно предположить, что изоляция темнохвойных лесов в Северном Приохотье от основного их ареала, расположенного на западном, юго-западном побережьях Охотского моря, произошла в конце плейстоцена, в период сартанского оледенения. Это связано с исчезновением ели на территории, расположенной на месте современного морского шельфа, погрузившегося в результате трансгрессий в сочетании с горно-долинным оледенением, занявшим широкую полосу горных хребтов вдоль сформировавшегося Охотского побережья. Во время этого последнего оледенения лиственничники с елью сохранились только в рефугиуме в долине р. Ямы, а с остальной территории исчезли. Укажем, что в спорово-пыльцевых спектрах различных районов Северного Приохотья пыльца ели была отмечена в различных слоях вплоть до каргинского интервала включительно, а позднее она не встречается (Ложкин и др., 2002).

Можно также предположить, что ельники в бассейне р. Ямы имеют более молодой голоценовый возраст, и их изоляция связана с колебаниями климата в этот период. При такой интерпретации событий ель в период сартанского оледенения, видимо, совсем исчезла с северного и северо-западного Охотского побережий. Позднее, во время наиболее теплых фаз голоцена (в начале древнего голоцена 12—10 тыс. лет назад или в период климатического оптимума около 8 тыс. лет назад), из рефугиумов, располагавшихся западнее или южнее, ель распространялась на север, поселяясь в крупных речных долинах. Однако из-за чередования в голоцене климатически контрастных фаз ель сохранилась до настоящего времени только в одном рефугиуме, наиболее подходящем по эдафическим факторам. Косвенным подтверждением такой гипотезы являются исследования К. В. Кременецкого с соавт. (1996), показавшие по данным датировок ископаемых остатков, что в период 8—5 тыс. лет назад происходило продвижение на север ели, лиственницы, березы, кедрового стланика и кустарничков. Позднее границы ареалов этих древесных пород постепенно отступали на юг, и к началу суббореала (4.5—4 тыс. лет назад) их северные границы в целом приняли современные очертания.

В среднем—позднем голоцене в бассейне р. Ямы происходило локальное изменение границ лесов с участием ели в пределах одного или нескольких близко расположенных рефугиумов — расширение в более теплые эпохи и сокращение в период похолоданий. Свидетельством неоднократных изменений границ ельников является существование нескольких относительно изолированных популяций ели в Северном Приохотье — основной в долине р. Ямы и ее притоков и небольших изолированных на реках Поперечная, Сердцекаменная, Буочах и в бухте Средней. Допускаем также, что в данном районе существуют еще не выявленные небольшие рефугиумы елей.

В заключение отметим, что вопрос о происхождении и возрасте рефугиума *Picea obovata* в бассейне р. Ямы — пережила ли там ель сартанское оледенение, сохранившись со времени среднего плейстоцена, или же ельники имеют более молодой, раннеголоценовый возраст — остается открытым и требует целенаправленного изучения.

В отличие от Ямского елового рефугиума история темнохвойных лесов на Камчатке привлекала внимание многих исследователей (Карпачевский, Метельцева, 1966; Брайцева, Евтеева, 1967; Шамшин, 1967; Скиба, 1975; Манько, Ворошилов, 1978). На Камчатке самостоятельную «островную» изолированную часть ареала образует *Picea ajanensis*, произрастающая в основном в центральной части Камчатской депрессии. В верхнеплейстоценовое межледниковье еловые леса существовали и на западном, и на восточном побережьях Камчатки и лишь после последне-

го (сартанского) оледенения произошло резкое сокращение ареала ельников, они локализировались в центральной Камчатской депрессии (Брайцева, Евтеева, 1967; Олюнин, 1969). В начале голоцена в большей части долины р. Камчатки произрастали березняки, а в середине верхнего голоцена под полог березняков из рефугиумов проникла ель, вытесняя березу, одновременно происходило расширение ареала лиственницы (Карпачевский, Метельцева, 1966). Палинологические исследования показали, что пыльца ели содержится во всех горизонтах четвертичных отложений центральной Камчатки, но количество ее значительно колеблется (Брайцева, Евтеева, 1967; Скиба, 1975). В течение голоцена ареал ели аянской неоднократно изменялся, в настоящее время на Камчатке происходит незначительное расширение площади еловых лесов за счет ее внедрения в березняки и лиственничники (Манько, Ворошилов, 1971; Нешатаева и др., 2003).

Реликтовые виды Ямского елового острова

Особое место среди рефугиумов реликтовой лесной флоры занимает Ямский еловый остров. По данным А. П. Хохрякова (1989), его дифференциальными видами являются *Allium ochotense, Matteuccia struthiopteris*, *Moneses uniflora*, *Angelica genuflexa*, *Clematis fusca* — темнохвойнотаежные виды, за пределами елового острова неизвестные. Исследования последних лет показали, что только 2 вида из этого списка за пределами долины р. Ямы в Магаданской обл. не встречаются — *Moneses uniflora* и *Allium ochotense*, причем последний на р. Яме произрастает на склоне в кедровостланиковом каменноберезняке и в зарослях ольховника без участия ели. Остальные виды известны не менее чем из 3 местонахождений в Северном Приохотье.

Как отмечалось ранее, бассейн нижнего течения р. Ямы характеризуется богатой долинно-лесной флорой, в составе которой встречается множество редких, реликтовых видов растений (Хохряков, 1979, 1985, 1989; Беркутенко, 1987; Беркутенко и др., 1989; Мочалова, Хорева, 1999). Наибольший интерес представляют виды, широко распространенные в еловых лесах более южных регионов. Кроме перечисленных выше, во флоре елового острова обычны редкие в других районах Приохотья *Equisetum hyemale*, *Cinna latifolia*, *Melica nutans*, *Clematis fusca*. Из других реликтов темнохвойнотаежного комплекса назовем *Equisetum sylvaticum*, *Huperzia selago*, *Streptopus amplexifolius*, *Alnus hirsuta*, *Maianthemum bifolium*, *Coptis trifolia*, *Adoxa moschatellina*, *Impatiens noli-tangere*, *Veronica humifusa*, *Orthilia secunda* и др. Эта флора в общем отличается бедностью по сравнению с флорой еловых лесов в основной части ареала ели сибирской. Особенность флоры Ямского рефугиума — большое участие в травяном покрове долинных лесов с участием ели видов высокотравья (*Vahlodea flexuosa*, *Phalaroides arundinacea*, *Glyceria lithuanica*, *Filipendula palmata*, *Senecio cannabifolius*, *Cacalia hastata*, *Artemisia opulenta* и др.), которые в Приохотье наибольшее развитие получили в высокотравных каменноберезняках.

В то же время и в других районах Приохотья в травяном ярусе пойменных лесов, а местами в горных лиственничниках и стланиковых зарослях, достаточно широко распространены отдельные темнохвойнотаежные виды растений, к примеру *Equisetum sylvaticum*, *Huperzia selago*, *Impatiens noli-tangere*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis* и др. Их распространение в долинах различных рек бассейна Охотского моря служит косвенным подтверждением произрастания в геологическом прошлом елей на большей части Северной и Центральной Охотии. Долины рек Челомджа и Тауй — одна из наиболее богатых темнохвойнотаежными растениями территорий в области. По видовому составу травяно-кустарничкового яруса к лесам долины р. Ямы наиболее близки долинно-лесные сообщества в среднем тече-

нии р. Малкачан, протекающей почти параллельно р. Яме в 15—25 км севернее. Однако в отличие от долины р. Ямы леса по долине р. Малкачан неоднократно сильно горели, а начиная с 1930—1940-х годов активно вырубались, но на небольших участках ненарушенных лесов развиты очень мощные разновозрастные лиственничники. Елово-лиственничные леса на р. Буочах (Мочалова, 1996) по составу травяно-кустарничкового яруса гораздо беднее подобных лесов на р. Яме; они отличаются большим участием континентальных видов растений (*Betula fruticosa*, отсутствующая в низовьях р. Ямы, *Hedysarum hedysaroides*, *Androsace septentrionalis*, *Artemisia tilesii* и др.) и слабым развитием высокотравья.

Неоднократное изменение ареала ельников сопровождалось изменениями в сопутствующей флоре как в бассейне р. Ямы, так и на сопредельной территории. Многие редкие в области бореальные виды встречаются в граничащих с долинными ельниками водно-болотных комплексов Малкачанских тундр, низинных участков по правобережью р. Халанчиги и в верховьях р. Студеной. Здесь собирались *Scheuchzeria palustris*, *Batrachium setosissimum*, известные из 2—3 местонахождений в области, обычными видами являются достаточно редкие *Potamogeton natans*, *P. gramineus*, *Carex middendorffii*, *C. chordorrhiza*, *Eleocharis palustris*, *Platanthera tipuloides*, *Nuphar pumila*, *Drosera anglica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Oxycoccus palustris* и др.

Таким образом, бассейн р. Ямы в нижнем течении характеризуется присутствием значительного количества реликтовых бореальных видов растений как в составе долинно-лесного, так и таежно-болотного флористических комплексов.

Современная динамика Ямского реликтового елового острова

Оценивая состояние и перспективы существования Ямской популяции, В. Н. Васильев (1945) указал, что наблюдаются усиление роли ели в смешанных древостоях и расширение ее ареала в бассейне р. Ямы, доказательством чего служит обилие хорошего подроста ели в сравнении с количеством ее взрослых особей. Современному расширению ареала ельников на Охотском побережье препятствует в основном горный рельеф. З. М. Науменко (1964) считал, наоборот, что наблюдается тенденция к естественному сокращению площадей лесов с участием ели. По его мнению, естественное возобновление ели недостаточно для усиления ее фитоценотических позиций, хотя в пойме р. Ямы достаточно мест, благоприятных для произрастания ели.

Из-за отсутствия непосредственных длительных наблюдений за границами распространения ели в последнее столетие динамические тенденции *Picea obovata* в Северном Приохотье могут оцениваться только косвенными методами — дендрохронологическими, палеоботаническими и флористическими. Границы, приводимые в исследованиях, относящиеся к периоду 1940—1960-х годов, при сравнении с современными можно учитывать только частично из-за недостаточной полноты проведенного обследования. Например, за пределами указанного З. М. Науменко (1964) точечного ареала лесов с елью неоднократно отмечались деревья возрастом более 70 лет, т. е. «пропущенные» предыдущими исследователями.

По нашим данным, ель произрастает в бассейнах рек Яма, Поперечная, Буочах и на ручье в бухте Средней как в долинах, так и на склонах невысоких сопок, на участках, неоднородных по эдафическим условиям. Принимая во внимание достаточно высокую жизненность ели — наличие разновозрастного подроста, произрастание в «экстремальных» местонахождениях, — можно говорить об устойчивых фитоценотических позициях *Picea obovata* на северо-восточном пределе распространения. На наш взгляд, наблюдается расширение ареала ели в Ямском реликтовом острове.

Внедрение ели в окружающие растительные группировки занимает отрезок времени, длительность которого превышает сроки жизни самых долговечных елей. В других частях ареала этот процесс занимает несколько столетий и проявляется как этапы вековой динамики растительности (Шиятов, 1981). Современная граница распространения ели в Северном Приохотье обусловлена в первую очередь историей формирования флоры региона и его орографией, определенное значение имеют климатические условия. В Ямском рефугиуме в настоящее время распространение вида лимитируется ландшафтными особенностями, мерзлотным режимом, а также режимом увлажнения и теплообеспеченностью, которые ограничивают в первую очередь плодоношение елей. Отдельные ели могут расти в условиях, далеких от экологического оптимума, но плодоношение елей происходит на ограниченной территории, защищенной от воздействия наиболее неблагоприятных факторов. Отсутствие ели за пределами Ямского рефугиума связано, видимо, с минимальной возможностью ее миграции за пределы этой территории, так как горный рельеф и многолетняя мерзлота препятствуют продвижению ели в каком-либо направлении, кроме речных долин.

Сходная картина наблюдается в еловых лесах на Камчатке. Особенности современного распространения произрастающей там *Picea ajanensis* объясняются не столько климатическими условиями, сколько историческими причинами, связанными с динамикой растительного покрова во время плейстоценовых оледенений (Нешатаева и др., 2003). На Камчатке в настоящее время отмечено расширение площади еловых лесов за счет вторжения под полог лиственничных и каменноберезовых формаций и формирования вертикального пояса темнохвойных лесов, которое протекает неравномерно (Шамшин, 1967; Манько, 1983). Для Хабаровского края Л. Н. Тюлиной (1959, 1962) показано, что происходит усиление позиций лесов из аянской ели как в верхней, так и в нижней части лесного пояса. Укажем, что в пределах большей части бореальной зоны в настоящее время наблюдаются поднятие верхней границы леса и продвижение ее на север, которые исследователи связывают в большинстве случаев с глобальным потеплением климата (Шиятов, 1981; Лавриненко и др., 2003).

Благодарности

В заключение выражаем искреннюю признательность инспекторам Ямского лесничества Магаданского заповедника Г. П. Балагурову, Г. М. Жуковскому, Е. С. Петрову, А. Л. Федорову, оказывавшим помощь в проведении полевых работ, а также фирме ДВС-ТУР и Управлению «Охотскрыбвод» за помощь с транспортом. Также выражаем благодарность за помощь в написании статьи и консультации при определении отдельных видов М. Г. Хоревой и А. Н. Беркутенко.

Работа выполнена при финансовой поддержке Управления природных ресурсов и охраны окружающей среды МПР России по Магаданской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андерсон П. М., Белая Б. В. и др. Новые данные об эволюции растительного покрова Северного Приохотья в позднем плейстоцене и голоцене // Поздний плейстоцен и голоцен Берингии. Магадан, 1997. С. 33—54.

Андриянова Е. А., Мочалова О. А. Некоторые особенности ели сибирской на крайнем Северо-Востоке // Тез. докл. 3-й Всерос. экологич. конф. «Чтения памяти А. Л. Львова. Биоразнообразие природных ландшафтов Сибири». Прилож. к журн. Вестн. Томск. гос. ун-та. Томск, 2002. С. 8—12.

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Магадан, 1987. 74 с.

Беркутенко А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Североохотская часть. Магадан, 1989. Вып. 1. 57 с.

Бискэ С. Ф. Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Новосибирск, 1975. 238 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Брайцева О. А., Евтеева И. С. К истории ели и пихты на Камчатке в четвертичное время // Вопр. геогр. Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1967. Вып. 5. С. 144—145.

Булычев И. Путешествие по Восточной Сибири. Часть 1, Якутия, Охотский край. СПб., 1856. 297 с.

Васильев В. Н. Эндемы охотской флоры // Юбил. сб., посвящ. В. Л. Комарову. М.; Л., 1939. С. 29—32.

Васильев В. Н. Сибирская ель (*Picea obovata* Ldb.) на севере Охотского побережья // Изв. Всесоюз. географич. об-ва. 1945. Т. 77. Вып. 5. С. 293—298.

Васьковский А. П. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-ценозообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР // Матер. по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1958. Вып. 13. С. 187—204.

Гитерман Р. Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М., 1985. 91 с.

Глушкова О. Ю. Оледенение территории Северо-Востока СССР в конце позднего плейстоцена // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 78—83.

Егорова Г. И. Ландшафтная структура Ямского участка // Летопись природы заповедника «Магаданский». Кн. 3 за 1984 г. Магадан, 1985. С. 24—64.

Карпачевский Л. О., Метельцева Е. П. К истории хвойных лесов на Камчатке // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 119—124.

Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 101—132.

Комаров В. Л. Класс Хвойные — Coniferales // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 130—195.

Кожевников Ю. П., Украинцева В. В. Некоторые особенности растительного покрова Евразии в древнем голоцене // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 3—14.

Кременецкий К. В., МакДональд Г. М., Габала Р. О. и др. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 10—25.

Кузнецова М. Г., Мочалова О. А. О новых местонахождениях ели сибирской на юге Магаданской области // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Тез. докл. 2-й Рос. конф.: Красноярск, 1996. С. 74—75.

Кулаков А. П. Морфотектоника и палеогеография материкового побережья Охотского и Японского морей в антропогене. М., 1980. 175 с.

Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. Островные ельники восточно-европейских тундр // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 59—77.

Ложкин А. В. Современный пыльцевой дождь в арктических районах Берингии и реконструкция растительности ледниковых интервалов плейстоцена // Четвертичная палеогеография Берингии. Магадан, 2002. С. 13—27.

Ложкин А. В., Андерсон П. М., Трумпе М. А. Палинологическая летопись и радиоуглеродные датировки отложений Яно-Колымской низменности, бассейна р. Колымы и Северного Приохотья // Позднечетвертичные растительность и климаты Сибири и Российского Дальнего Востока. Магадан, 2002. С. 35—80 (русск., англ.).

Ложкин А. В., Глушкова О. Ю. Новые палинологические характеристики и радиоуглеродные датировки верхнечетвертичных отложений Северного Приохотья // Поздний плейстоцен и голоцен Берингии. Магадан, 1997. С. 70—79.

Мажитова Г. Г., Игнатенко И. В. Почвы. Ямское лесничество // Летопись природы Магаданского заповедника. Кн. 6 за 1988 г. Магадан, 1988. С. 122—141.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1972. 282 с.

Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М., 1989. 104 с.

Манько Ю. И. Ель аянская и особенности ее географического распространения // Комаровские чтения. 1983. Вып. 30. С. 3—28.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. О северном пределе распространения ели *Picea ajanensis* в материковой части Дальнего Востока // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 9. С. 1343—1351.

Мочалова О. А. О новом местонахождении ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Крайнем Северо-Востоке Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 127—133.

Мочалова О. А., Хорева М. Г. Флористические находки на юге Магаданской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 133—139.

Науменко З. В. Picea obovata Ldb. на крайнем северо-восточном пределе ареала // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 7. С. 1008—1013.

Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е. и др. Коренные старовозрастные еловые леса бассейна р. Еловка (центральная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. 4 науч. конф. 18—19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский, 2003. С. 77—84.

Олюнин В. Н. Плейстоценовые оледенения и размещение убежищ хвойных лесов на Камчатке // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1969. Т. 5. С. 93—95.

Павлова Н. С., Якубов В. В. Сосудистые растения Ольского и Ямского лесничеств заповедника «Магаданский» // Флора охраняемых территорий Российского Дальнего Востока: Магаданский, Буреинский и Курильский заповедники. Владивосток, 1998. С. 7—25.

Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 175 с.

Прикладной климатологический справочник северо-востока СССР. Альбом карт / Под ред. Н. К. Клюкина. Магадан, 1960. 341 с.

Реутт А. Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 257—299.

Розенберг В. А., Дюкарев В. Н. Ель сибирская в заповеднике «Магаданский» и задачи ее изучения // Современное состояние и перспективы научных исследований в заповедниках Сибири: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 102—104.

Скиба Л. А. История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое // Тр. Геологич. ин-та. М., 1975. Вып. 276. 71 с.

Сочава В. Б. К истории флоры южной части азиатской Берингии // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 4. С. 278—286.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 222 с.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. Возникновение и развитие арктической флоры в их связи с историей полярного бассейна // Кайнозойская история полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. Л, 1968. С. 133—136.

Томирдиаро С. В. Многолетняя мерзлота // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 133—149.

Тюлина Л. Н. Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М., 1959. 221 с.

Тюлина Л. Н. Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л., 1962. 149 с.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.

Хохряков А. П. Анализ флóры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Шамшин В. А. Еловые леса Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1967. Вып. 5. С. 103—109.

Шиятов С. П. Климатогенные смены лесной растительности на верхнем и полярном пределах ее произрастания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1981. 57 с.

Шаткаускас А. В., Волобуева Н. Г. Фитоценотические и почвенные особенности сообществ ели сибирской на Северо-Восточном пределе ее ареала // Биол. пробл. Севера: Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 171—172.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Berkutenko A. Dendroflora of Magadan Region // Managing Forests to Meet Peoples' Needs. Proc. Soc. American Foresters. Canad. Inst. Forestry Convention, Anchorage, 1994. Bethesda, 1995. P. 448—452.

Schweingruber F. H. Picea obovata ID : 291 // The World Data Center for Paleoclimatology (WDC) ftp://ftp.ngdc.noaa.gov/paleo/treering/chronologies/asia/russ153w_crns.crn (сайты «Банк хронологии древесных колец Института экологии растений и животных» и Мирового Центра Данных по Палеоклиматологии WDC).

SUMMARY

The botanical information is summarized on a relict isolated spruce site in the Jama River basin in the southern Magadan Region (59°48' to 59°32' N, 153°20' to 153°57' E). This refuge is remote more than 600—700 km from the main range of the Siberian spruce. The distribution of *Picea obovata* Ledeb. in the extreme locality is characterized. The main types of spruce forests occurring in the Jama, the Studenaja, the Khalanchiga river valleys are described. The peculiarities of seed production are observed. The origin of the relict spruce refuge is discussed. By now it is difficult to conclude from which of the geological epochs it has survived — Sartan Glaciation or Early Holocene. The modern area of distribution of the extreme eastern population of the spruce seems to be expanding. The accompanied relict vascular flora is described.

СООБЩЕНИЯ

УДК 558.55

© Е. А. Ткаченко

ЛЕСНЫЕ И ТРАВЯНИСТЫЕ СООБЩЕСТВА В СОСТАВЕ ЛЕСОСТЕПНОЙ ФИТОКАТЕНЫ В ЗАПОВЕДНИКЕ «ГАЛИЧЬЯ ГОРА»

E. A. TKACHENKO. FOREST AND GRASS COMMUNITIES AS THE CONSTITUENTS OF THE FOREST-STEPPE PHYTOCATENA IN THE «GALICHYA GORA» NATURE RESERVE

Пущинский государственный университет
142290 Московская обл., г. Пущино, пр. Науки, 3
E-mail: tkachen@bezopasnost.ru
Поступила 11.12.2003

На основе данных, полученных при изучении растительности геоботанического профиля, заложенного на территории заповедника «Галичья гора» Липецкой обл., показано, что лесные сообщества в данной местности имеют потенциальную возможность занимать значительно бóльшие площади. Особое внимание уделено участкам, переходным между лесными и травяными сообществами. При анализе границ между различными сообществами на основе соотношения видов с разными экологическими свойствами найдена зависимость структуры лесостепного экотона от экотопических условий и режимов природопользования, а также отмечены особенности проявления краевого (экотонного) эффекта.
Ключевые слова: лесостепь, фитокатена, экотон, экотонный эффект.

Вопрос соотношения между основными типами растительности лесостепи затрагивался многими исследователями (Скворцов, 1951: Семенова-Тян-Шанская, 1952, 1966; Прозоровский, Мелешко, 1959; Герцык, 1965; Голубев, 1965; Камышев, 1965; Носова, 1973; Андреев и др., 1976; Алехин, 1986). По мнению ряда авторов (Семенова-Тян-Шанская, 1952; Алехин, 1986; Бессолицина, 1991; Волкова, 1997; Беляченко и др., 1998), это соотношение обусловлено прежде всего климатом, рельефом, типом почв, особенностями флоры и фауны. Согласно другому мнению, в качестве основной причины существования травянистой растительности в местообитаниях, пригодных для произрастания леса, рассматривается антропогенное воздействие (Талиев, 1901; Ниценко, 1969; Утехин, 1972; Кудрявцев, 2000). До сих пор этот вопрос остается дискуссионным, и поэтому исследование, направленное на понимание того, какую роль играют природные и антропогенные факторы в распределении растительности лесостепного комплекса, является актуальным. Совместное существование разных по фитоценотической роли сообществ обусловливает необходимость исследования границ между ними. Значительная часть работ в этой области посвящена особенностям динамики границ между лесными и травяными сообществами, изменению экологических режимов на лесных опушках (Люри, 1989; Чистякова, Новикова, 1992; Киселева, 1994; Кудрявцев, 2000; Кучерова, 2000; Кукарина и др., 2001). Подробному изучению структуры лесостепного экотона посвящены единичные работы. Для описа-

ния структуры в каждом конкретном случае авторами используется ограниченное сочетание признаков: участие видов разных жизненных форм и их пространственное размещение (Чистякова, Новикова, 1992; Киселева, 1994), изменение «фитосоциологического спектра» (Кучерова, 2000), пространственное размещение видов пограничных сообществ (Люри, 1989). В связи с этим существует необходимость сопоставить разные признаки растительных сообществ в формировании структуры экотона, а также выявить особенности краевого (экотонного) эффекта.

Задача настоящего исследования заключается в том, чтобы понять, какую роль в дифференциации растительного покрова играют экологические особенности и антропогенный фактор. Применение анализа границ на контактах различных сообществ необходимо для выяснения приуроченности растительности к экотопам, особенности структуры экотона на границе различных сообществ, а также для описания экотонного эффекта.

Материал и методика

Постоянные наблюдения за растительностью геоботанического профиля, заложенного на территории заповедника «Галичья гора» Липецкой обл., проведены в 1994 г. Схема геоботанического профиля (рис. 1) с указанием высот и протяженности построена на основе топографической карты. Профиль имеет ширину 50 м и простирается на 800 м в длину, пересекая с востока на запад следующие элементарные ландшафты долины р. Дон (в понимании Б. Б. Полынова, 1953): на левом берегу (Морозова гора) (рис. 1, *А*) — степное плато, склоновую дубраву, пойменный луг, древесно-кустарниковую растительность прируслового вала; на правом берегу (Галичья гора) (рис. 1, *Б*) — лес (*Acer negundo*[1]) в нижней части известнякового склона и степную растительность в верхней части склона и на плато до границы с сельскохозяйственными землями. Эту последовательность элементарных ландшафтов мы рассматриваем в качестве типичной лесостепной фитокатены.

В 2002 г. были проведены описания площадок размером 20 × 20 м, расположенных сплошной полосой вдоль профиля. На каждой площадке осуществлялись геоботанические описания, включающие список видов, встреченных в ее пределах, их проективное покрытие и ярусное распределение. Проективное покрытие оценивалось по следующей шкале: 1 — до 1 %, 2 — от 2 до 5, 3 — от 6 до 25, 4 — от 26 до 50, 5 — от 51 до 75, 6 — от 76 до 100 %.

С помощью полученных данных построены кривые, отражающие изменение по трансекте α-разнообразия и соотношения функциональных групп видов. Разделение видов на функциональные группы осуществлялось в первую очередь по жизненным формам (деревья, кустарники и травы); травы затем делились на группы по отношению к свету (теневых местообитаний, местообитаний с широкой амплитудой освещенности, открытых местообитаний) (Определитель..., 1995; Флора..., 1996). Полученные кривые оценивались визуально, а также с помощью анализа изменений видовой насыщенности и соотношения видов разной экологии. Для этого определялся тангенс угла наклона данных кривых между соседними площадками.

---

[1] Названия видов даны по С. К. Черепанову (1995).

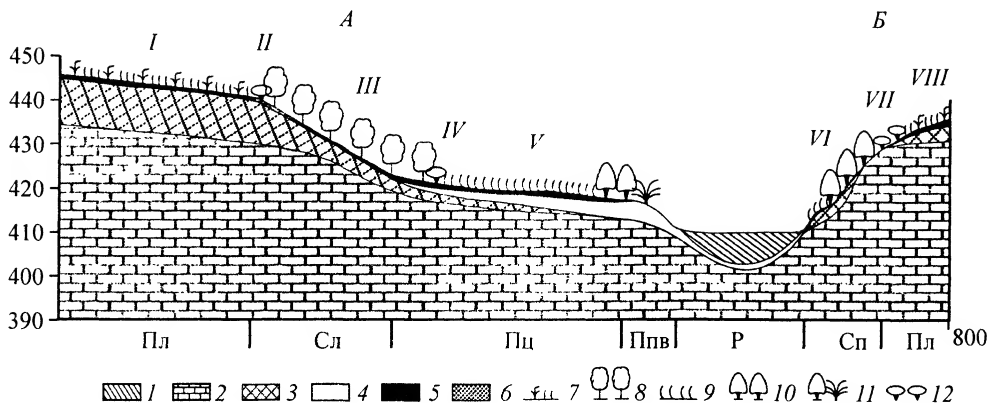


Рис. 1. Схема геоботанического профиля.

А — Морозова гора, *Б* — Галичья гора; *I* — луговая степь, *II* — экотон «луговая степь — дубрава», *III* — широколиственный лес из *Quercus robur* (дубрава), *IV* — экотон «дубрава — пойменный луг», *V* — пойменный луг, *VI* — лиственный лес из *Acer negundo* (кленовник), *VII* — экотон «кленовник — луговая степь», *VIII* — луговая степь. Пл — плакор, Ппв — прирусловой вал поймы, Пц — центральная часть поймы, Р — река, Сл — склон левого берега, Сп — склон правого берега. По вертикали указаны абсолютные высоты над уровнем моря. *1* — р. Дон; почвообразующие породы: *2* — известняк, *3* — лессовидный суглинок, *4* — речной аллювий; почвы: *5* — чернозем, *6* — серые лесные почвы; типы растительности: *7* — луговая степь, *8* — дубрава, *9* — пойменный луг, *10* — кленовый лес, *11* — древесно-кустарниковый, *12* — кустарниковый.

Экотонные полосы выделялись по взаимопроникновению видов контактирующих сообществ: со стороны леса — по границе стабилизации доли видов открытых местообитаний, т. е. требовательных к освещению, со стороны открытых сообществ — по границе стабилизации доли деревьев и кустарников.

Результаты и их обсуждение

Морозова гора — участок заповедника, который занимает пологий склон юго-западной экспозиции по левому берегу Дона (рис. 1, *А*). Луговая степь на плато представлена разнотравно-пырейно-райграсовой ассоциацией (рис. 1, *I*; табл. 1). На всем протяжении профиля почвообразующая порода — лессовидные суглинки, подстилающая порода — известняки девона. Почвы этого участка представлены выщелоченными черноземами; мощность гумусового горизонта (А + В) составляет 100 см (Яровенко, 1979). Основной доминирующий вид — *Arrhenatherum elatius*. В качестве содоминантов выступают *Bromopsis inermis*, *Centaurea ruthenica*, *Coronilla varia* и др. (табл. 1). На этом участке степные виды представлены очень скудно: *Melampyrum argyrocomum*, *Alyssum gmelinii* и др. (табл. 1, группа 1). Группа видов, постоянно встречающихся в луговой степи, также присутствует в сообществах пойменного луга и леса (табл. 1, группа 4). В видовом отношении в луговой степи наблюдается наибольшее разнообразие (табл. 1).

Склон террасы занимает типичная для лесостепи снытевая дубрава (рис. 1, *III*; табл. 1, группа 4) мезофильного характера с признаками ксерофилизации, связанными с длительным антропогенным воздействием. Лесная растительность частично выходит на пойму, где заканчивается зарослями терновника (*Prunus spinosa*); почвы участка темно-серые лесные, мощность гумусового горизонта составляет 50 см (Яровенко, 1979). Эдификатор — *Quercus robur*. Диаметр его стволов 25—

ТАБЛИЦА 1

Характеристика видового состава сообществ профиля, включая экотонные полосы, с указанием встречаемости в процентах

	Ярус	Морозова гора			Галичья гора	
		Луговая степь	Дубрава	Пойменный луг	Кленовник	Луговая степь
Занимаемая площадь, м^2		5500	11 500	12 750	4000	4000
Сомкнутость крон	A		0.5—0.7		0.8	
Общее проективное покрытие, %	B		25		20	
	C	75	50—100	64—91	83	72
Видовое богатство (на 4000 м^2)		132	73	122	66	127
Высота, м	A		10—12		7	
	B	0.5—2	4	3.2	2.5	
	C	0.8	0.7	0.8	0.5	
Виды, характерные для степных участков (группа 1)						
*Melampyrum argyrocomum**	C	97^{2}**	1	1		27
Hieracium pilosella	C	73^{2}				
Alyssum gmelinii	C	47				50
Salvia tesquicola	C	47	4	8		60^{2}
Linum perenne	C	43	1	1		
Stipa pennata	C	37^{2}				45^{2}
Thymus marschallianus	C	37				50
Vincetoxicum hirundinaria	C	30	1			
Bupleurum falcatum	C	13	1		6	95
Elytrigia trichophora	C	13^{2}				
Pyrus communis	B	7	17	3		10
Quercus robur	B	3				
Betula pendula	B	3				
Agropyron pectinatum	C	3			6	50
Stipa capillata	C					10^{2}
Centaurea ruthenica	C					10^{2}
Frangula alnus	B		2			
Виды, характерные для лесных участков (группа 2)						
Betula pendula	A		21			
Populus tremula	A		14^{2}			
Quercus robur	A		80^{3}			
Acer campestre	B		7			
A. platanoides	B		4			
Corylus avellana	B		48			
Lonicera tatarica	B		2			
Prunus spinosa	B	1	15^{3}	1		
Tilia cordata	B		1^{3}			
Fraxinus americana	B		1		12	
Salix fragilis	B			8^{2}	12^{3}	
Sambucus racemosa	B		1		12	
Carex michelii	C		37			
Convallaria majalis	C		39			
Galium aparine	C		38^{3}	9^{2}		
Poa nemoralis	C		15	1		
Primula veris	C		11			
Pteridium aquilinum	C		38			

	Ярус	Морозова гора			Галичья гора	
		Луговая степь	Дубрава	Пойменный луг	Кленовник	Луговая степь
Torilis japonica	C		10	3		
Viola mirabilis	C		22	3	18	
Calamagrostis canescens	C					
Fragaria vesca	C		21		12	
Leersia oryzoides	C				76^{2}	
Impatiens parviflora	C			2^{3}	18	20
Sagittaria sagittifolia	C				6	
Mentha arvensis	C				29	
Geum urbanum	C		38	3	12	
Glechoma hederacea	C		36	8	23^{2}	
Lysimachia nummularia	C		31^{2}		18	
Padus avium	B		41	5		
Виды, тяготеющие к лесным сообществам и присутствующие в других (группа 3)						
Acer tataricum	B	7	81^{2}	8	23	25
Rhamnus cathartica	B	30	48	9	18^{2}	45
Cerasus fruticosa	B	3	31^{2}	1	6	5
Rubus caesius	C	7	21	19	53	25
Aegopodium podagraria	C		74^{4}	14	18^{2}	
Euonymus verrucosa	B	7	65		18	5
Urtica dioica	C		57^{2}	42^{3}	82^{2}	5
Anthriscus sylvestris	C	3	34	34		
Crataegus sanguinea	B	13	31	1		
Malus praecox	B	10	22	3		
Viola hirta	C	17	22	3		
A. negundo	B		18	22^{2}	76^{2}	25^{2}
Arctium tomentosum	C		11	41	56	
Sorbus aucuparia	B		4		6	5
Echinocystis lobata	C			14	23^{2}	
Виды, тяготеющие к степным сообществам и присутствующие в других (группа 4)						
Fragaria viridis	C	90		26	6	
Euphorbia virgata	C	87	17	55		10
Arrhenatherum elatius	C	87^{3}	10^{2}	59^{2}		10
Achillea millefolium	C	87	9	44	6	45
Poa angustifolia	C	83	5	45^{2}	6	80^{2}
Medicago falcata	C	80	9	39	29^{3}	70
Bromopsis inermis	C	63^{2}		36^{3}	12	15
Coronilla varia	C	60	1	26		40
Cichorium intybus	C	57	1	53		
Trifolium pratense	C	47		28^{2}	6	
Cerastium arvense	C	43	6	33		60
Elytrigia intermedia	C	40^{2}	1	22	6	60^{2}
Verbascum lychnitis	C	40		23	6	55
Campanula rapunculoides	C	33	5	6	6	75
Elytrigia repens	C	13	6^{2}	15		20
Rosa majalis	B	10	7	4		20
Asparagus officinalis	C	10	6	1		50
Origanum vulgare	C	3	1	1	12	
Seseli libanotis	C	23	5	51		80

	Ярус	Морозова гора			Галичья гора	
		Луговая степь	Дубрава	Пойменный луг	Кленовник	Луговая степь
Виды, тяготеющие к луговым сообществам, но присутствующие в других (группа 5)						
Vicia cracca	С	50^2	6	70	6	45
Tanacetum vulgare	С	20	2	53^2		35^2
Heracleum sibiricum	С		2	66^2	18	
Galium mollugo	С		1	64		

Примечание. * — названия видов даны по С. К. Черепанову (1995); ** — верхним индексом показано среднее обилие в баллах.

30 см; происхождение дубравы порослевое, возраст 45—50 лет. В подлеске в качестве наиболее характерных видов выступают *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus cathartica*. В травяном покрове доминантом является *Aegopodium podagraria*; в качестве содоминантов чаще всего выступают *Brachypodium pinnatum*, *Carex michelii*, *Convallaria majalis*. Видов, свойственных исключительно лесным сообществам, оказывается не так много (табл. 1, группа 2), поскольку многие виды с высокой встречаемостью могут присутствовать в значительном количестве в сообществах других типов (табл. 1, группа 3).

Выровненный участок поймы занимает луговое сообщество, представленное бобово-кострово-райграсовой ассоциацией (рис. 1, *V*; табл. 1). Ближе к урезу воды выделяется прирусловой вал с зарослями *Acer negundo* и *Salix fragilis*. Почвы — выщелоченные черноземы в сочетании с аллювиально-луговыми; мощность горизонта А + В достигает 120 см (Яровенко, Яровенко, 1977). Основу травостоя пойменного луга составляют злаки. Содоминантами среди злаков являются *Arrhenatherum elatius*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, среди разнотравья — *Vicia cracca*, *Tanacetum vulgare*, *Heracleum sibiricum* (табл. 1, группа 5). Луговые сообщества практически не имеют характерных видов. Флора лугов включает виды, которые встречаются как в степных, так и в лесных сообществах, и только небольшое их число здесь достигает наибольшей встречаемости по сравнению с другими сообществами (табл. 1, группа 5).

Профиль продолжается на более крутом правом берегу р. Дон, пересекая урочище Галичья гора. Этот склон северо-восточной экспозиции имеет обрывистый характер, местами с каменистыми осыпями. Нижнюю часть склона занимает лесное сообщество (рис. 1, *IV*; табл. 1), в котором древесный ярус содержит виды, вводимые в культуру (*Acer negundo*, *Fraxinus americana*). На этом участке развиты серые лесные почвы; мощность гумусового горизонта составляет 40 см. Ближе к урезу воды значительное увлажнение приводит к образованию полугидроморфных и гидроморфных почв (Федотов, 1970; Ахтырцев, 1982). Возраст древостоя 35—40 лет. Среди деревьев и кустарников также отмечены *Salix fragilis*, *Acer tataricum*, *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus cathartica*, *Sambucus racemosa*, реже — *Sorbus aucuparia*. По составу травяного покрова кленовник беднее в видовом отношении, но в целом представлен лесными видами: *Aegopodium podagraria*, *Impatiens parviflora*, *Urtica dioica* (табл. 1, группы 2, 3).

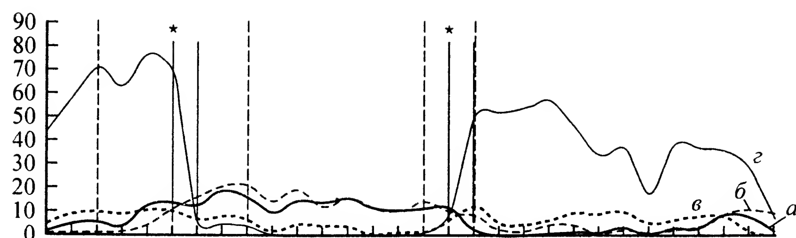
Плато и верхнюю часть склона Галичьей горы занимает луговая степь, представленная пырейно-ковыльно-мятликовой ассоциацией (рис. 1, *VIII*; табл. 1). Почвы — выщелоченные черноземы с мощностью гумусового горизонта 80 см. В разнотравье широко представлены *Centaurea ruthenica*, *Melampyrum argyrocomum*,

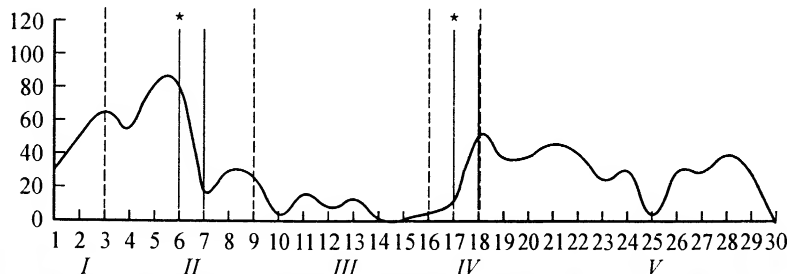
Salvia tesquicola (табл. 1, группа 1). По набору видов этот участок слабо отличается от луговой степи на Морозовой горе, но здесь присутствует небольшое число характерных видов: *Agropyron pectinatum*, *Stipa capillata*, *Centaurea ruthenica* (табл. 1).

В целом проявляется закономерность в том, что распределение перечисленных видов сообществ по профилю достаточно четко связано с положением в рельефе (рис. 1): степные сообщества расположены на плакоре, лесные — по склону, с небольшим продвижением на пойму, луговое сообщество — на плоской части поймы и древесно-кустарниковая растительность — по прирусловому валу. Это соответствует общепринятым представлениям о характере распределения растительности в лесостепном комплексе (Камышев, 1965; Растительность..., 1980; Беляченко, 1998). Анализ флористического списка видов, выявленных на трансекте (280 видов), показал, что характерные степные и лесные виды составляют около 17 % (18 — степных, 30 — лесных) (табл. 1, группы 1, 2). Бóльшая часть видов имеет полимодальное распределение. Это может свидетельствовать о том, что нельзя говорить о конкретной флоре относительно визуально выделенных типов сообществ. Большую часть флоры составляют переходные (экотонные) комплексы между визуально хорошо отличимыми сообществами. Для понимания связи описанных сообществ экотонами целесообразно рассмотреть экотонные полосы между такими сообществами, как степные, лесные и луговые.

Всего на исследуемой трансекте выделены 3 экотонные полосы: «луговая степь — дубрава» и «дубрава — пойменный луг» на Морозовой горе (рис. 2, *II*, *IV*), «кленовник — луговая степь» на Галичьей горе (рис. 3, *VII*). Экотонные полосы обладают некоторой структурой: в ее составе можно выделить ядро (термин предложен И. Н. Заболоцким, 1997) и 1—2 периферийные зоны (для них мы используем условное название «крылья»). Ядро характеризуется высокой скоростью изменения хотя бы некоторых учитываемых признаков. Наиболее резко изменяются общая видовая насыщенность и число видов открытых местообитаний; второе место занимают деревья и кустарники. Группы «б» и «в» в пределах экотонной полосы меняются незначительно (рис. 2, 3; табл. 2).

Все элементы экотонных полос можно охарактеризовать протяженностью, видовым богатством, видовой насыщенностью (табл. 3), при этом проявляются следующие индивидуальные особенности. Экотонная полоса «луговая степь — дубрава» (рис. 2, *А*, *II*; табл. 3) имеет ширину 140 м, что сопоставимо с протяженностью граничащих сообществ: общая протяженность степного участка, в том числе за пределами исследуемого профиля, составляет 150, дубравы — 120 м. Ширина ядра в данной экотонной полосе — 40 м; выражены оба «крыла» — степное и лесное, причем ширина степного «крыла» больше лесного (табл. 3). Это связано с отсутствием экологических ограничений для роста деревьев и кустарников, что было показано на примере Островцовской лесостепи в Пензенской обл. (Чистякова, Новикова, 1992). Даже при удалении на 60 м от края леса еще встречаются экземпляры древесных и кустарниковых видов (рис. 2, *В*); в лесном «крыле» экотонной полосы произрастание светолюбивых видов лимитируется низкой освещенностью и конкуренцией с лесными видами. Другой особенностью данной экотонной полосы является то, что в ее пределах наблюдается максимальное видовое богатство по сравнению с соседними сообществами; максимум видовой насыщенности приходится не на ядро, а сдвинут в сторону степного «крыла» (табл. 2; рис. 2, *Б*, *II*). Повышение видового богатства происходит вследствие включения видов обоих пограничных сообществ. Сдвиг максимума видовой насыщенности в сторону степного «крыла» объясняется изменением состава экологофитоценоти-





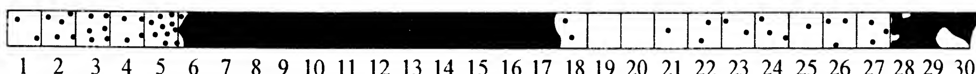
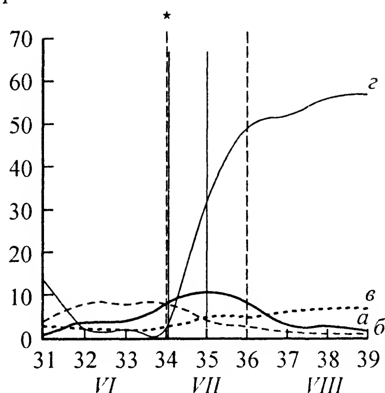


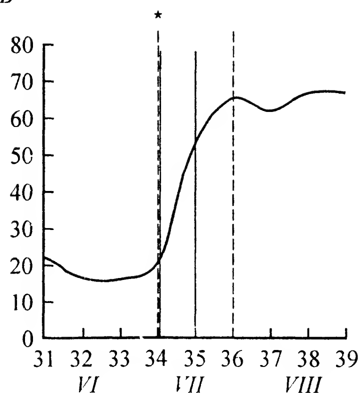
Рис. 2. Видовая насыщенность, число видов разных функциональных групп и размещение деревьев и кустарников на участке «степь—дубрава—луг» (Морозова гора) для площадок 20 × 20 м.

А — число видов разных функциональных групп; *Б* — кривая изменения видовой насыщенности; *В* — размещение деревьев и кустарников. Древесная и кустарниковая растительность показана черной заливкой или отдельными точками. 1—30 — номера площадок. *а* — деревья и кустарники, *б* — травы теневых местообитаний, *в* — травы местообитаний с широкой амплитудой освещенности, *г* — травы открытых местообитаний. Пунктирной вертикальной линией отмечены границы экотонной полосы, сплошной вертикальной линией отмечены границы ядра экотонной полосы; * — линия краевых деревьев. *I* — луговая степь, *II* — экотон «луговая степь — дубрава», *III* — дубрава, *IV* — экотонная полоса «дубрава — пойменный луг», *V* — пойменный луг.

ческой группы видов степного сообщества по направлению к лесу, которое обогащается за счет более мезоксерофильных видов в силу средообразующего влияния леса.

Экотонная полоса «дубрава — пойменный луг» (рис. 2, *А*, *IV*; табл. 2) характеризуется общей протяженностью 60 м, что значительно меньше протяженности контактирующих сообществ. Луговое «крыло» не выражено, а лесное имеет ширину 20 м; ширина ядра 40 м. Сравнивая экотонные полосы «дубрава — пойменный луг» (рис. 2, *А*, *IV*) и «луговая степь — дубрава» (рис. 2, *А*, *II*), можно отметить, что на контакте «луговая степь — дубрава» виды открытых пространств заходят на территорию леса значительно дальше (на 40 м) по сравнению с контактом «дубрава — пойменный луг», где светолюбивые виды заходят в лес на расстояние 20 м от линии краевых деревьев. Таким образом, рассматриваемые экотоны неидентичны по своей структуре. Для объяснения этих различий можно предложить следующую гипотезу. Экотон «луговая степь — дубрава» находится в верхней части склона террасы на высоте 30 м над водоносным горизонтом. Увлажнение здесь низкое, за счет только атмосферных осадков. В связи с этим, а также с антропогенным воздействием, лесная растительность более разреженна, чем в нижней части склона (65 %). Эти обстоятельства обеспечивают лучшую освещенность и прогрев почвы, что позволяет видам открытых местообитаний довольно далеко внедрять-





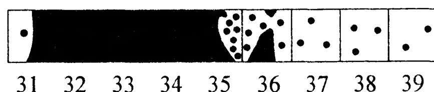


Рис. 3. Видовая насыщенность, число видов разных функциональных групп и размещение деревьев и кустарников на участке «степь—кленовник» (Галичья гора) для площадок 20 × 20 м.

VI — кленовник, *VII* — экотонная полоса «кленовник — луговая степь», *VIII* — луговая степь. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ся в лес. Экотон «дубрава — пойменный луг» выходит на пойму, где водоносный горизонт находится относительно близко, что благоприятствует развитию лесных видов и способствует образованию достаточно сомкнутого древесного покрова (95 %). Это препятствует внедрению светолюбивых видов под полог древостоя. Таким образом, можно заключить, что при контакте лесного массива с более ксерофильным сообществом виды открытых пространств интенсивно внедряются в лес, что увеличивает ширину экотонного перехода. Особенностью экотонной полосы «дубрава — луг» является то, что видовое богатство и видовая насыщенность в ее пределах выше по сравнению с лесным участком, но ниже на пойменном лугу (рис. 2, *Б*, *VI*; табл. 3). Отсутствие краевого эффекта, т. е. увеличение видового разнообразия по сравнению с граничащими сообществами (Одум, 1986; Люри, 1989; Груздева, 1997; Кучерова, 2000), в данном случае связано с резким уменьшением числа деревьев и кустарников за пределами леса (рис. 2, *Б*, *IV*, *В*). Максимум показателей изменения α-разнообразия сдвинут в сторону луга и проявляется за пределами экотонной полосы. Видовая насыщенность на пойменном лугу зависит от трех функциональных групп (открытых местообитаний, теневых местообитаний и местообитаний с широкой амплитудой освещенности) (рис. 2, *Б*, *IV*). Практически полное отсутствие древесных и кустарниковых видов на луговом участке, связанное с ежегодным сенокошением, обеспечивает четкие границы между экотонами.

Рассматривая экотонную полосу «кленовник — луговая степь» на Галичьей горе (рис. 3, *VII*; табл. 3), можно отметить, что ее ширина соответствует протяженности граничащих сообществ и составляет 60 м. Ядро в данном случае имеет ширину 40 м, степное «крыло» — 20 м, а лесное «крыло» не выражено. Отсутствие лесного «крыла», видимо, связано с тем, что при большой сомкнутости крон деревьев и кустарников выражены низкая освещенность и в связи с этим — неблагоприятные условия для произрастания светолюбивых видов. Между тем на склоновой

ТАБЛИЦА 2

Значения тангенса углов наклона кривых, отражающих изменения в соотношении функциональных групп видов и α-разнообразия

Площадки	Деревья, кустарники	Травы теневых местообитаний	Травы с широкой амплитудой местообитаний	Травы открытых местообитаний	Видовая насыщенность
Луговая степь — дубрава — пойменный луг (Морозова гора)					
1—2	−3	0	−4	−14	−21
2—3	−1	0	−1	−13	−15
3—4	2	−1	1	8	10
4—5	−9	−2	−2	−14	−27
5—6	−1	−7	0	8	0
6—7	1	−5	4	**63**	**63**
7—8	−6	−5	−1	1	−11
8—9	3	0	1	1	5
9—10	6	7	5	4	22
10—11	−5	−5	−3	0	−13
11—12	1	7	1	0	9
12—13	−2	−4	0	0	−6
13—14	4	5	3	0	12
14—15	1	1	−1	0	0
15—16	−1	−4	1	−2	−4
16—17	0	4	−5	−6	−8
17—18	**10**	2	−7	**−43**	**−38**
18—19	2	6	8	−1	15
19—20	0	0	0	−2	−2
20—21	−1	−2	−1	−3	−7
21—22	−1	0	−4	11	6
22—23	0	3	1	12	16
23—24	−1	−1	−1	−3	−6
24—25	2	1	5	19	27
25—26	−2	−1	−2	−21	−26
26—27	0	−1	−1	2	0
27—28	−6	5	0	1	−10
28—29	1	−3	6	7	11
29—30	6	2	1	21	30
Луговая степь — кленовник (Галичья гора)					
31—32	−3	−4	1	12	6
32—33	0	0	0	0	0
33—34	−4	0	0	0	−4
34—35	−3	4	−3	**−31**	**−33**
35—36	3	1	0	−16	−12
36—37	5	2	−1	−3	3
37—38	0	0	−1	−4	−5
38—39	1	0	0	−1	0

Примечание. Жирным шрифтом выделена область с наибольшей скоростью изменения показателей на трансекте; отрицательные значения показывают подъем показателей, положительные — падение.

ТАБЛИЦА 3

Показатели структуры лесостепной фитокатены

Структурные характеристики	Луговая степь	Экотонная полоса «луговая степь — дубрава»			Дубрава	Экотонная полоса «дубрава — пойменный луг»			Поймен-ный луг*	Кленов-ник	Экотонная полоса «кленовник — луговая степь»			Луговая степь
		Степное крыло	Ядро	Лесное крыло		Лесное крыло	Ядро	Луговое крыло			Лесное крыло	Ядро	Степное крыло	
Протяженность, м	40	60	40	40	120	20	40	0	120	60	0	40	20	60
Видовое богатство	86		164		50		98		99	32		84		90
Видовая насыщенность	62.5	90.3	73.5	50.5	29.8	28	55	0	58	18	0	35.6	65	65.3

Примечание. * — луговой участок указан не полностью.

части степного участка идет процесс активного зарастания кустарниковыми и древесными видами (рис. 3, *В*). Это результат абсолютно заповедного режима, который поддерживается на правом берегу на протяжении 60 лет. Несмотря на это, степное «крыло», по сравнению с аналогичным участком на левом берегу (экотонная полоса «луговая степь — дубрава» (рис. 2, *А*, *II*)), имеет незначительную ширину. Небольшую протяженность степного «крыла» в данном случае следует связывать с крутизной склона, что затрудняет распространение степных видов вверх по склону в сторону степи. Степное «крыло» экотонной полосы «луговая степь — дубрава» располагается на выравненном участке рельефа (рис. 1), что способствует более быстрому распространению древесных и кустарниковых видов в сторону степи. Вместе с тем в экотоне «кленовник — луговая степь» за счет того, что в степном «крыле» деревья и кустарники достигают репродуктивного состояния и фактически смыкаются друг с другом, размыта граница между степным и лесным сообществами (рис. 3, *В*). В то время как в степном «крыле» экотонной полосы «луговая степь — дубрава» такая граница выражена более четко вследствие постоянного сенокоса (рис. 2, *В*).

В экотонной полосе «кленовник — луговая степь» не наблюдается краевого эффекта (табл. 3; рис. 3, *Б*, *VII*). Показатели видового богатства и видовой насыщенности не превышают таковых, отмеченных в контактирующих сообществах, и оказываются выше, чем в лесу, но ниже, чем в степи. Отсутствие краевого эффекта в данном случае объясняется тем, что активное развитие кустарников и деревьев в степном «крыле» экотонной полосы препятствует возобновлению многих светолюбивых травянистых растений, а значит, число видов в экотонной полосе меньше, чем на степном участке. Таким образом, при отсутствии сенокоса начинается процесс зарастания, по мере которого условия становятся более мезофильными, что, согласно данным ряда авторов (Люри, 1989; Беляченко и др., 1998), является одной из особенностей экотона между лесом и степью. В дальнейшем это приводит к развитию кустарниковой растительности, которая постепенно сменится древесной, а граница леса будет продвигаться в сторону травяного сообщества, и таких четких различий между сообществами наблюдаться уже не будет. Таким образом, экотон в зоне контакта леса со степью или лугом может находиться в одной из стадий перехода к лесному сообществу.

В целом анализ экотонов показывает, что продвижение леса возможно как в сторону луговой степи, так и в сторону пойменного луга. В настоящее время это продвижение регулируется исключительно хозяйственной деятельностью человека. Пойменные луга при прекращении пастьбы и сенокоса довольно быстро зарастают лесом (Ниценко, 1969). Четкое распределение растительных сообществ, которое отмечено на исследованных участках в настоящее время, регулируется прежде всего сенокошением. Структура экотонных полос также зависит от режима природопользования, который влияет на ширину экотонной полосы и выраженность периферийных зон. Проявление так называемого краевого эффекта можно отметить только в случае контакта дубравы с луговой степью по правому берегу (Морозова гора). В двух других случаях эффект отсутствует, но по разным причинам. В случае контакта дубравы и пойменного луга это связано с невыраженностью лугового «крыла», в то время как на контакте кленовника и луговой степи на Галичьей горе эффект отсутствует в связи с образованием сомкнутого лесного покрова. Также нужно учитывать то, что экотонные системы лесостепного комплекса имеют несколько стадий развития (Кузьмина, 1997; Люри, 1989). При этом на начальных стадиях в переходной зоне присутствуют виды обоих сообществ, что обеспечивает повышение видового разнообразия, а в дальнейшем, с увеличением количества кустарниковых и древесных растений, видовая насыщенность в экотонной зоне падает. Можно отметить, что на Галичьей горе (рис. 3, *Б*) при активном развитии кустарников и деревьев на контакте кленовника со степью отмечено падение α-разнообразия; на контактах дубравы с луговой степью и пойменным лугом на Морозовой горе (рис. 2, *В*) процесс перехода к лесу удерживается на начальных стадиях антропогенным воздействием (ежегодный сенокос). Таким образом, высокое видовое богатство, скорее всего, присуще экотонам лесостепи, находящимся на начальных стадиях формирования.

Заключение

Почти на всех участках профиля отмечены четкие границы между различными сообществами. Резкость границ и четкая дифференцированность растительного покрова обусловлены и поддерживаются хозяйственной деятельностью человека. При прекращении антропогенного влияния лесные массивы имеют потенциальную возможность к увеличению своих площадей за счет травяных сообществ.

Экотонные полосы включают ядро и периферийные зоны. Выраженность элементов экотонной полосы зависит от режимов природопользования и в отдельных случаях детерминирована экотопически. Так, при контакте леса с более ксерофильным сообществом виды открытых пространств гораздо интенсивнее внедряются в лес, чем при контакте с более мезофильным сообществом; выровненность рельефа способствует увеличению протяженности экотонной полосы по сравнению с большей крутизной склона. Сенокошение определяет существование резких границ и приводит к сокращению периферийных зон или полному их отсутствию.

Не всегда имеет место экотонный эффект, который выражается в увеличении видового разнообразия. Возможно, что он проявляется на начальных этапах развития экотона и может исчезнуть на последующих этапах развития при условии прекращения антропогенного влияния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Теоретические основы фитоценологии и степеведения. М., 1986. 216 с.

Андреев Ю. Б., Краснитский А. М., Светлосанов В. А., Утехин В. Д. Прогноз продвижения древесно-кустарниковых растений в степные сообщества на основе математической модели // Биота основных геосистем Центральной лесостепи. Матер. эксперимент. исслед. М., 1976. С. 74—82.

Ахтырцев Б. В. Почвенный покров // Долина Дона: природа и ландшафты. Воронеж, 1982. С. 33—43.

Беляченко А. В. и др. Структура сообществ позвоночных животных в биогеоценозах и их экотонных зонах на приволжских венцах юга Саратовской области // Вопросы биоценологии / Под ред. Г. В. Шляхтина. Саратов, 1998. С. 3—14.

Бессолицина Е. П. и др. Геосистемы контакта тайги и степи: юг Центральной Сибири. Новосибирск, 1991. 217 с.

Волкова Е. А. Система зонально-секторного распределения растительности на Евразиатском континенте // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 18—34.

Герцык В. В. Изменение лесостепного природного комплекса от леса к степи через опушку // Тр. Центральночерноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Воронеж, 1965. Вып. 8. С. 291—321.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 286 с.

Груздева Л. П. Учет структуры и экологического разнообразия экотонных ландшафтов в целях оптимизации природопользования в Нечерноземье // Экотоны в биосфере. М., 1997. С. 102—106.

Заболоцкий И. Н. Структура и динамика водно-болотных экотонных систем дельты реки Или // Экотоны в биосфере / Под ред. В. С. Залетаева. М., 1997. С. 177—187.

Камышев Н. С. К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса европейской части СССР // Тр. Центральночерноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Воронеж, 1965. Вып. 8. С. 107—114.

Киселева Л. Л. Эколого-флористический анализ экотонных сообществ Центральной лесостепи: Дис. канд. биол. наук. М., 1994. 226 с.

Кудрявцев А. Ю. Изучение древесно-кустарниковой растительности экотонных сообществ «Островцовской лесостепи» // Ботанические, почвенные и ландшафтные исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Тула, 2000. Вып. 1. С. 111—113.

Кузьмина Ж. В. Экотонные экосистемы тугай — пустыня // Экотоны в биосфере. М., 1997. С. 131—137.

Кукарина С. В., Миркин Б. М., Соломещ А. И. Фитосоциологический градиентный анализ лесных опушек как экотонов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 61—69.

Кучерова С. В. Ординационный анализ растительности экотонов «лес — злаковник»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000.

Люри Д. И. Экотон между лесом и степью как мембранная система // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1989. № 6. С. 16—28.

Ниценко А. А. Некоторые наблюдения над динамикой луговых ассоциаций // Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Л., 1969. С. 205—217.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1973. 86 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. С. 150—158. (Пер. с англ.).

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / Под ред. И. А. Губанова, К. В. Киселева, В. С. Новикова, В. Н. Тихомирова. М., 1995. 560 с.

Полынов Б. Б. Учение о ландшафтах // Вопр. геогр. 1953. Сб. 33.

Прозоровский Н. А., Мелешко Г. И. Новый материал о границе между лесом и степью на Паро-Рановском водоразделе в Рязанской области // Вестн. Моск. ун-та. 1959. № 3. С. 63—65.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Как растут новые леса. М., 1952. 119 с.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 172 с.

Скворцов А. К. О степной флоре и растительности на северо-восточной окраине Среднерусской возвышенности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. LVI (3). С. 86—97.

Талиев В. И. Контакт леса и степи в Валкском уезде Харьковской губернии. Харьков, 1901.

Утехин В. Д. Растительный покров территории Курского стационара и его продуктивность // Биогеоценотическое и ландшафтное изучение лесостепи. Курск, 1972. С. 143—179.

Федотов В. И. Река Дон и донская пойма // Галичья гора. Опыт ландшафтно-типологической характеристики / Под ред. Ф. Н. Милькова. Воронеж, 1970. С. 39—49.

Флора Липецкой области / Под ред. К. И. Александровой, В. В. Казаковой, В. С. Новикова, Н. А. Ржевуской, В. Н. Тихомирова. М., 1996. 376 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Чистякова А. А., Новикова Л. А. Флористическая классификация и прогнозы развития Островцовской лесостепи (фитоценотический и популяционный анализ) // Геоботанические, анатомоморфологические и физиологические особенности растений и сообществ Пензенской области. Пенза, 1992. С. 15—42.

Яровенко В. В. Агрохимическая характеристика, пути сохранения и повышения плодородия выщелоченных черноземов прибалочных склонов // Изучение заповедных ландшафтов Галичьей горы. Воронеж, 1979. С. 33—43.

Яровенко В. В., Яровенко А. В. Влияние сроков и глубины вспашки на эффективное плодородие почвы изредка затопляемой поймы // Матер. к познанию природы Галичьей горы / Под ред. Н. С. Камышева. Воронеж, 1977. С. 133—141.

SUMMARY

Based on the geobotanic profile laid in the «Galichya Gora» reserve in Lipezk Region it is shown, that, on terminating the human activity, woodlands are able to occupy considerabe areas on the forest-steppe territory. The analysis of transition zones between forest and grass communities has allowed to distinguish elements of the ecotone structure: the nucleus and the peripheral zones. Based on relations of species with difference ecological properties, the ecotone structure has been shown to depend on regimes of nature management and in some cases it determined by ecotope conditions. Ecotone effect shows up at initial stages of the ecotone development.

УДК 582.29 : 632.15 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© Е. А. Домнина

ИЗМЕНЕНИЯ В АЗОТНОМ МЕТАБОЛИЗМЕ ЛИШАЙНИКОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫБРОСОВ КИРОВО-ЧЕПЕЦКОГО ХИМИЧЕСКОГО КОМБИНАТА

E. A. DOMNINA. CHANGES OF THE LICHEN NITROGEN METABOLISM UNDER THE IMPACT OF POLLUTIONS OF THE KIROVO-CHEPETSKY CHEMICAL WORKS

Вятский государственный гуманитарный университет
610007 Киров, ул. Ленина, 111
Факс (8332) 678-656
E-mail: domnina@bot.kirov.ru
Поступила 30.06.2003
Окончательный вариант получен 25.05.2004

Изучено воздействие атмосферного загрязнения Кирово-Чепецкого химического комбината на содержание общего, белкового азота и аммония у лишайников *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, а также активность нитрогеназы у *P. aphthosa* и *P. canina*. Небольшое загрязнение приводило к повышению содержания общего и белкового азота, сильное — к снижению его количества (но не ниже уровня контроля). Обсуждаются возможные причины полученных результатов.

Ключевые слова: атмосферное загрязнение, лишайники, общий и белковый азот, активность нитрогеназы.

Еще в XIX в. было замечено, что с увеличением загрязнения воздуха уменьшается число видов лишайников, при этом исчезновение их из загрязненного района является последней стадией воздействия на лишайники. Общепризнано, что повреждения в первую очередь проявляются на биохимическом уровне, затрагивая фотосинтез, дыхание и другие процессы, затем распространяются на ультраструктурный и клеточный уровни. После этого развиваются видимые симптомы повреждения — хлорозы и некрозы (Трешоу, 1988).

Лишайники активно поглощают и накапливают азотистые соединения. Большее количество азота в талломе имеют лишайники с цианобактериями (2.3—4.5 % от сухой массы) по сравнению с лишайниками, фотобионт которых представлен зеленой водорослью (0.6—2.0 %). Это связано с тем, что цианобионт способен фиксировать азот из атмосферы с помощью ферментного комплекса нитрогеназы. Всеми лишайниками усваиваются соединения, содержащие ионы NH_4^+, NO_3^-, NO_2^-. Первый этап ассимиляции азота заключается в восстановлении нитрата и катализируется нитратредуктазой. Аммиак, образовавшийся в процессе фиксации азота при восстановлении нитратов или непосредственно поглощенный из окружающей среды, далее усваивается с образованием аминокислот и амидов под действием ряда ферментов.

В то время как малые концентрации солей азота используются в метаболических реакциях лишайников (Balaguer, Manrique, 1991), усиленное поступление азота приводит к ускоренному росту и делению клеток фотобионта (Kauppi, 1980), что может повлечь за собой распад лишайникового симбиоза. Хорошо известно ингибирующее действие солей азота (Кретович, 1987) и кислотного загрязнения (Fritz-Scheridan, 1985; Richardson, 1988) на процесс азотфиксации.

Один из серьезных источников загрязнения воздушного бассейна в центральной части Кировской обл. — Кирово-Чепецкий химический комбинат. Это ведущее предприятие химии и нефтехимии в области и одно из крупнейших в России. В состав комбината входит завод минеральных удобрений. Он выпускает азотные и комплексные удобрения. В 1990-е годы завод стал одним из крупнейших российских экспортеров безводного аммиака, азотных удобрений и другой химической продукции (Алалыкина, 1996).

В атмосферу области предприятие выбрасывает 88 различных загрязняющих веществ, в том числе оксиды серы, азота и аммиак (Бурков, Елькин, 1993). По данным Ю. А. Семеновых с соавт. (2000), общий выброс загрязняющих веществ Кирово-Чепецким химическим комбинатом в 1999 г. составил 7.4 тыс. т, в 2000 г. — 9 тыс. т.

Целью нашей работы является изучение изменения азотного обмена у лишайников под воздействием атмосферного загрязнения.

Материал и методика

Для проведения эксперимента были выбраны 4 постоянные пробные площади (ППП). Выбор участков предусматривал сопоставимость по основным таксационным и типологическим показателям лесных сообществ, находящихся под влиянием различного уровня загрязнения воздуха и в фоновых условиях. Для получения сопоставимых данных ППП были подобраны в одинаковых типах леса. Сходство участков учитывали по следующим показателям: положение в рельефе, таксационные показатели древостоя сосны, видовой состав напочвенного покрова, механический состав и морфология почв, направление господствующих ветров и удаление от источника загрязнения.

Пробные площади были заложены в сосняках лишайниково-зеленомошных. Три участка находились в северо-восточном направлении от комбината на удалении 8 км (ППП 4) — сильное загрязнение, 12 км (ППП 3) — среднее загрязнение и 30 км (ППП 2) — слабое загрязнение. Контрольный участок (ППП 1) находился в 30 км от комбината в юго-западном направлении, противоположном направлению преобладающих ветров.

Характеристика исследованных лишайников

Вид	Экологическая группа	Морфологический тип	Фотобионт
Evernia mesomorpha	Эпифитный	Кустистый	*Trebouxia*
Hypogymnia physodes	»	Листоватый	»
Cetraria islandica	Эпигейный	Кустистый	»
Peltigera aphthosa	»	Листоватый	*Coccomyxa* + *Nostoc*
P. canina	»	»	*Nostoc*

В качестве объектов исследования были выбраны лишайники, которые присутствовали на всех участках. Были собраны *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd. (см. таблицу).

Сбор материала для исследований проводили весной 1999 и 2000 гг. Эпифитные лишайники на каждой площадке собирали вместе с субстратом не менее чем с 20 деревьев сосны на высоте 1—1.5 м, а эпигейные — из нескольких мест обитания в пределах пробной площади. В лаборатории лишайники очищали от субстрата, растительного мусора, почвы и высушивали до воздушно-сухого состояния. Собранный материал хранили в бумажных пакетах 1—2 месяца.

Поскольку природный материал неоднороден (разновозрастность талломов, различия в микроусловиях местообитаний) и очень вариабелен, обращали особое внимание на его усреднение. С этой целью у кустистых лишайников для каждой параллели опыта брали веточки по возможности одного размера, у листоватых видов крупные слоевища разрезали на лопасти, которые равномерно распределяли на все параллели опыта.

У собранных лишайников были определены следующие показатели, характеризующие азотный обмен: содержание общего и белкового азота, содержание аммиака, активность нитрогеназы.

Количество общего и белкового азота определяли по полумикрометоду (Ермаков и др., 1972), активность нитрогеназы — ацетиленовым методом (Калининская и др., 1973), колиество аммиака — микродиффузионным методом в модификации В. И. Любимова с соавт. (1968). Данные были обработаны статистически и представляют собой средние величины из 3 биологических повторностей с учетом стандартной ошибки. Доверительные уровни критерия Стьюдента Р (Зайцев, 1984) указаны в графиках.

Для более точной оценки воздействия источника загрязнения проводили трансплантацию эпифитного лишайника *H. physodes* (Трасс, 1985). Для этого из чистого района (ППП 1) брали ветки сосны диаметром 2—3 см вместе с лишайниками с высоты 1.5—2 м и трансплантировали на сосны в 1—2 км от комбината в сходных с фоновыми условиях. Для этого учитывали освещенность, диаметр сосен, высоту, на которой росли ветки с лишайниками, и ориентацию их относительно сторон горизонта. Опыт длился в течение года. Для опыта *H. physodes* собирали с трансплантированных веток и на контрольном участке.

Результаты и их обсуждение

Изменения в содержании азота у исследованных видов представлены на рис. 1. Из диаграммы следует, что содержание общего азота у лишайников с зеленой водорослью в качестве фотобионта *E. mesomorpha*, *H. physodes* и *C. islandica*

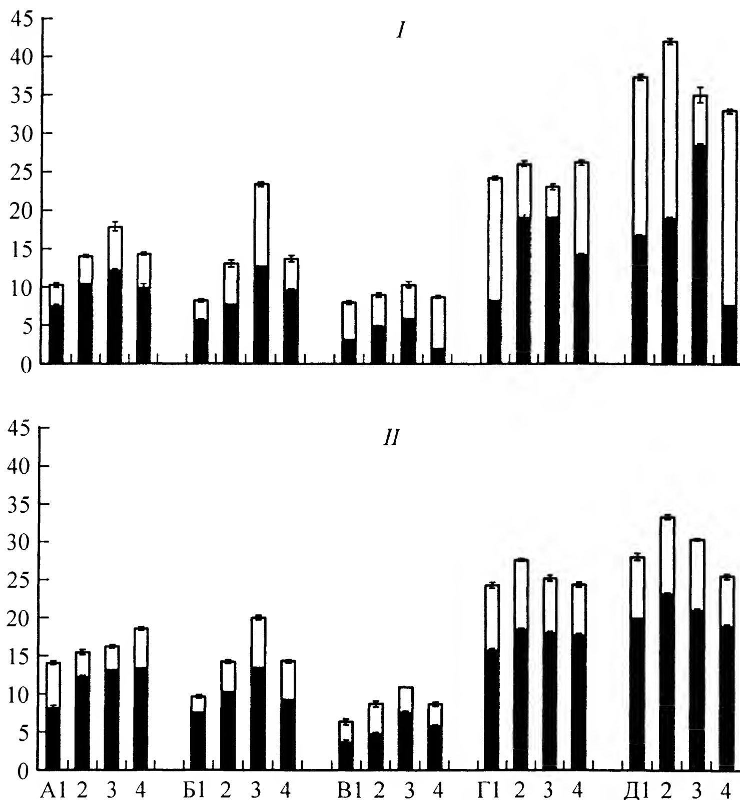


Рис. 1. Изменение количества общего и белкового азота у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения весной 1999 (*I*) и весной 2000 (*II*) гг.

По оси абсцисс: А — *Evernia mesomorpha*, Б — *Hypogymnia physodes*, В — *Cetraria islandica*, Г — *Peltigera aphthosa*, Д — *P. canina*. 1 — ППП 1, 2 — ППП 2, 3 — ППП 3, 4 — ППП 4. По оси ординат — содержание общего азота, мг · г сух. массы. Темные части столбиков — белковый азот. n = 3, P = 99 %.

при слабом (ППП 2) и среднем загрязнении (ППП 3) было выше, чем на контрольном участке. На 4-м участке содержание азота у всех лишайников, кроме *E. mesomorpha*, в 2000 г. превышало фоновый уровень, но было меньше, чем на 3-м, и достоверно не отличалось от содержания этого элемента на 2-м участке. У *C. islandica* в весенний период 1999 г. достоверных различий в содержании азота между участками не обнаружено.

Лишайники впитывают почвенную влагу и осадки. Эти растворы содержат вещества, имеющиеся в атмосфере. Стекающая по стволам деревьев дождевая вода дополнительно обогащается смываемой с них пылью. Поэтому лишайники могут получать существенные количества азотистых соединений. Известно, что при переносе лишайников на нитратное питание происходит резкое увеличение активности нитратредуктазы и других ферментов азотного метаболизма (Шапиро, 1990). Этим, вероятно, и объясняется то, что на участках со слабым и средним загрязнением было более высокое содержание общего азота у хлоробионтных лишайников, чем на ППП 1.

На более близкой к комбинату площади содержание азота понизилось, но оставалось выше уровня контрольного участка. Это согласуется с данными И. А. Шапиро (1993), которая отмечала понижение общего азота у *Peltigera aphthosa*, *Hypo-*

gymnia physodes и *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb, собранных вблизи Костомукшского горно-обогатительного комбината. Возможно, это объясняется тем, что SO_2, который присутствует в выбросах комбината, понижает активность нитратредуктазы и ряда других ферментов азотного обмена.

У трансплантированного лишайника *H. physodes* содержание общего азота повысилось по сравнению с контролем на 14 %, что подтверждает результаты, полученные на этом лишайнике, собранном с пробных площадей.

Из цианобионтных лишайников у *P. aphthosa* достоверного изменения количества азота относительно контрольного участка весной 1999 г. не наблюдалось. Весной 2000 г. при слабом загрязнении содержание азота было выше уровня фона, а на ППП 3 и 4 — наравне с фоновым. У *P. canina* в исследованные сезоны содержание общего азота при слабом загрязнении было выше контрольного, а на ППП 4 составило 88—90 % от контрольного уровня. У этих двух лишайников небольшие концентрации соединений азота приводили, вероятно, к повышению активности ферментов азотного метаболизма, а высокие концентрации — к ее снижению.

У *P. canina* и *P. aphthosa*, собранных весной 2000 г., при слабом загрязнении (рис. 2) активность нитрогеназы повышалась незначительно у *P. aphthosa* и на 56 % у *P. canina* по сравнению с контролем. На ППП 4 активность снизилась до 48 и 56 % соответственно по сравнению с контролем.

Репрессию нитрогеназы у *Peltigera praetextata* и *P. aphthosa* наблюдали L. Hallböm и B. Bergman (1983) при поглощении лишайниками ионов нитрата и аммония. Регулирующая роль аммония сводится к тому, что он, являясь конечным продуктом реакции, подавляет синтез обоих белковых компонентов ферментного комплекса нитрогеназы, но кроме ионов аммония азотфиксацию ингибируют и низкие значения pH. Так, обработка *P. aphthosa* искусственным «кислым» дождем, содержавшим ионы аммония, нитрат-ионы и серную кислоту, показала, что в нейтральном растворе азот не оказывал негативного влияния на скорость азотфиксации, в то время как серная кислота снижала скорость этого процесса, особенно в комбинации с аммонийными ионами (Hallingback, Kellner, 1992).

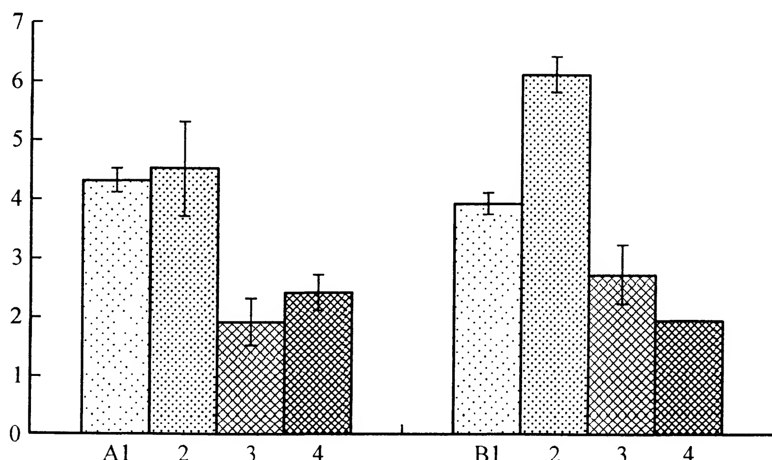


Рис. 2. Изменение активности нитрогеназы под влиянием атмосферного загрязнения.

По оси абсцисс: А — *Peltigera aphthosa*, В — *P. canina*. 1 — ППП 1, 2 — ППП 2, 3 — ППП 3, 4 — ППП 4. По оси ординат — активность, мкг · N · сут $^{-1}$ × г$^{-1}$ сух. массы. n = 3, P = 99 %.

В нашем случае подкисляющее действие SO_2 и кислотных выпадений при слабом загрязнении могло нейтрализоваться аммонием. А при среднем и сильном загрязнении проявлялось ингибирующее его действие, которое усиливалось в комбинации с SO_2.

Растительные клетки в своем составе имеют неорганический азот, низкомолекулярные и высокомолекулярные органические формы белкового азота. Эти фракции находятся в определенном равновесии между собой. Усиление азотного питания приводит к увеличению всех азотсодержащих фракций. При этом особенно сильно возрастает количество растворимых аминосоединений, тогда как содержание белка повышается только до определенной величины (Полевой, 1989).

Мы определяли содержание аммония, который составляет часть небелковой фракции, у *E. mesomorpha*, *H. physodes*, *P. aphthosa* и *P. canina*, собранных весной 2000 г.

Как видно из рис. 3, у *E. mesomorpha* количество аммония на 2-м участке стало выше на 34 % по сравнению с контролем и оставалось на этом уровне на других участках. У *H. physodes* на 2-м участке содержание аммония практически не изменялось, но затем резко увеличилось до 252 на 3-м и до 291 % на 4-м участках по сравнению с контролем.

Для подтверждения этих результатов у трансплантированного лишайника *H. physodes* было определено количество аммония. Содержание его повысилось у трансплантанта на 326 % по сравнению с контролем.

У *P. aphthosa* и *P. canina* содержание аммония при слабом и среднем загрязнении не изменялось, и лишь при сильном загрязнении его количество у *P. canina* повысилось на 15 % по сравнению с контролем (рис. 3).

Видимо, у исследованных в нашем опыте лишайников с зеленой водорослью не весь поступившей извне и восстановленный из нитратов аммоний включается в реакции аминирования.

Исследования по влиянию экзогенного аммония и нитрата на активность глютаминсинтетазы и накопление аммиака в талломе лишайников (Шапиро, 1990) по-

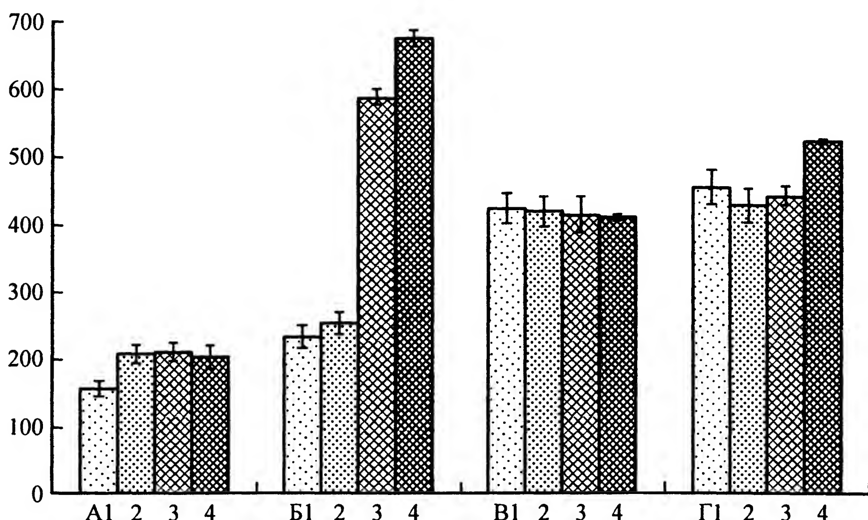


Рис. 3. Изменение содержания аммиака у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения.

По оси абсцисс: А — *Evernia mesomorpha*, Б — *Hypogymnia physodes*, В — *Peltigera aphthosa*, Г — *P. canina*. 1 — ППП 1, 2 — ППП 2, 3 — ППП 3, 4 — ППП 4. По оси ординат — мкг $NH_3 \times г^{-1}$ сух. массы. n = 3, P = 99 %.

казали различие между цианобионтными лишайниками и лишайниками с зеленой водорослью. У цианобионтных лишайников наблюдалась стимуляция активности глютаминсинтетазы как ионами аммония, так и нитратом, который, видимо, восстанавливался в слоевище до аммония и весь включался в метаболические реакции. У лишайников с зеленой водорослью растворы аммония и нитрата слабо повышали активность глютаминсинтетазы, что было недостаточно для включения аммония в метаболизм. Кроме того, загрязнение часто приводит к снижению интенсивности фотосинтеза, и для включения аммония в метаболизм может недоставать углеродных скелетов, образующихся в этом процессе.

Определение белкового азота показало, что его содержание составляло в среднем 50—70 % от общего и в большинстве случаев коррелировало с ним (рис. 1).

Количество белкового азота определяли и в *H. physodes*. Доля белкового азота увеличилась с 72 в контроле до 88 % в трансплантате.

Имеется много данных о том, что сернистый газ ингибирует биосинтез белков и липидов. При окуривании им *Evernia mesomorpha* наблюдалось интенсивное снижение биосинтеза белка (Malhotra, Khan, 1983). Наши результаты не согласуются с этим утверждением, возможно, из-за более низких доз поллютанта в атмосфере. Вероятно, в нашем случае отрицательное воздействие SO_2 нейтрализовалось аммонием (Srivastava, 1992).

Выводы

Загрязнение Кирово-Чепецкого химического комбината вызывает отклонения в азотном метаболизме лишайников.

1. У цианобионтных лишайников происходит повышение количества общего и белкового азота при слабых уровнях загрязнения вследствие стимуляции активности нитрогеназы и других ферментов. При сильном загрязнении активность ферментов снижается, что приводит к уменьшению количества общего и белкового азота до уровня контроля у *P. aphthosa* и к еще большему уменьшению у *P. canina*.
2. У хлоробионтных лишайников количество общего и белкового азота повышается при слабом и среднем уровне загрязнения и незначительно понижается на самом загрязненном участке, оставаясь выше уровня контрольного участка.
3. У исследованных хлоробионтных лишайников наблюдается аккумуляция аммиака в слоевищах по мере усиления загрязнения.

Благодарности

Автор выражает благодарность И. А. Шапиро за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алалыкина Г. М. Промышленный комплекс // Природа, хозяйство, экология Кировской области / Под ред. Т. Я. Ашихминой. Киров, 1996. С. 411—432.

Бурков Н. А., Елькин М. Т. Атмосферный воздух // Охрана окружающей природной среды Кировской области: проблемы и перспективы / Под ред. Н. А. Буркова, В. А. Клочкова. Киров, 1993. С. 152—213.

Ермаков А. И. и др. Методы биохимического исследования растений. Изд. 2-е. Л., 1972. С. 269—271.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Калининская Т. А., Рао В. Р., Волкова Т. Н., Ипполитов Л. Т. Определение азотфиксирующей активности почвы, занятой под посевами риса, при помощи ацетиленового метода // Микробиология. 1973. Т. 42. Вып. 3. С. 481—485.

Кретович В. Л. Усвоение и метаболизм азота у растений. М., 1987. 486 с.

Любимов В. И., Львов Н. П., Кирштейне Б. Э. Модификация микродиффузионного метода определения аммиака // Прикл. биохим. и микробиол. 1968. Т. 4. Вып. 1. С. 120—121.

Полевой В. В. Физиология растений. М., 1989. 464 с.

Семеновых Ю. А., Кочурова М. Б., Попова А. М., Ширяев В. В. Атмосферный воздух // О состоянии природной среды в Кировской области в 1999 году. Региональный доклад. Киров, 2000. С. 5—18.

Трасс Х. Х. Трансплантационные методы лихеноиндикации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 140—144.

Трешоу М. Загрязнение воздуха и жизнь растений. М.; Л., 1988. 535 с.

Шапиро И. А. Адаптация лишайников к экстремальным условиям существования в связи с их азотным обменом. Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1990. 208 с.

Шапиро И. А. Влияние сернистого ангидрида на содержание азота и пероксидазную активность у лишайников // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 66—72.

Balaguer L., Manrique E. Interaction between sulfur dioxide and nitrate in some lichens // Env. Exp. Bot. 1991. Vol. 31. N 2. P. 223—227.

Fritz-Scheridan R. P. Impact of simulated acid rains on nitrogenase activity in *Peltigera aphthosa* and *P. polydactyla* // Lichenologist. 1985. Vol. 17. N 1. P. 27—31.

Hällbom L., Bergman B. Effects of inorganic nitrogen on C_2H_2 reduction and CO_2 exchange in the *Peltigera praetextata-Nostoc* and *Peltigera aphthosa—Coccomyxa-Nostoc* symbioses // Planta. 1983. Vol. 157. N 5. P. 441—445.

Hallingback T., Kellner O. Effects of simulated nitrogen-rich and acid rein on the nitrogen fixing lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. // New Phytol. 1992. Vol. 120. P. 99—103.

Kauppi M. The influence of nitrogen-rich pollution components on lichens // Acta Univ. Ouluensis. Ser. A. 1980. Vol. 101. N 9. P. 1.

Malhotra S. S., Khan A. A. Sensitivity to SO_2 of various metabolite processes in an epiphytic lichen *Evernia mesomorpha* // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1983. Bd 178. N 2. S. 121—130.

Richardson D. H. S. Understanding the pollution sensitivity of lichens // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 96. N 1. P. 31—43.

Srivastava H. S. Nitrogenous pollutants in the atmosphere. Their assimilation and phytotoxicity // Curr. Sci. 1992. Vol. 63. N 6. P. 310—317.

SUMMARY

Studied were the effects of air pollution of the Kirovo-Chepetsky chemical works on the total and protein nitrogen content and ammonium content in the lichens *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa and P. canina*, and on the nitrogenase activity of *Peltigera aphthosa* and *P. canina*. Low pollution levels increased the total and protein nitrogen content as compared to the control, whereas a high pollution level caused decrease in the nitrogen content, although it was still higher than in the control. Possible reasons of the obtained results are discussed.

УДК 581.9; 581.526.533 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© О. В. Хитун,[1, 2] И. С. Йонсдоттир,[2] А. С. Стенстрём[2]

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА НА МОРФОЛОГИЮ И СОДЕРЖАНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ У *CAREX BIGELOWII* (*CYPERACEAE*)

O. V. KHITUN, I. S. JÓNSDÓTTIR, A. S. STENSTRÖM. SOME RESULTS OF THE STUDY OF THE ENHANCED TEMPERATUTE IMPACT ON THE MORPHOLOGY AND NUTRIENT CONTENTS OF *CAREX BIGELOWII* (*CYPERACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: khitun@IK6026.spb.ru
[2] Botanical Institute, University of Göteborg
Box 461, SE-40530 Göteborg, Sweden
Поступила 25.11.2003
Окончательный вариант получен 05.04.2004

Опыты с небольшим увеличением температуры воздуха, проводимые по унифицированным методикам, разработанным в рамках Международного тундрового эксперимента, выявили воздействие температуры на некоторые морфометрические показатели и содержание питательных веществ в тканях *Carex bigelowii*. Тем не менее внутриорганизменные механизмы обусловливают гораздо более существенные различия в содержании макроэлементов, чем температура. Усиление ростовых процессов происходило у побегов в вегетативных стадиях, тогда как у цветущих побегов никаких изменений не было выявлено. Привлечен также обширный литературный материал.

Ключевые слова: *Carex bigelowii*, морфология, температура, макроэлементы, Международный тундровый эксперимент (ITEX).

Глобальные циркуляционные модели предсказывают, что наиболее заметное потепление климата произойдет в высокоширотных районах (Maxwell, 1992). Для выявления возможных реакций тундровых растений на повышение температуры в 1990 г. был начат Международный тундровый эксперимент — ITEX (Henry, Molau, 1997; Хитун, Линдског, 1996). Задачей его был мониторинг фенологии, ростовых процессов и репродукции нескольких циркумполярных видов сосудистых растений в ходе несложных манипуляций с параметрами среды. Работы в рамках ITEX проходят по унифицированной методике. Для повышения температуры на предсказываемые 2—3 °С используют плексигласовые шестигранные камеры с площадью основания 1 м^2 и с открытым верхом — open-top chambers (Marion et al., 1997). Многочисленные эксперименты с подкормками показали, что недостаток питательных веществ является важнейшим лимитирующим фактором для арктических растений (Chapin, Shaver, 1985; Jonasson, 1992; Wookey et al., 1994; Shaver, Chapin, 1995), тогда как повышение температуры вызывает неоднозначную реакцию в зависимости от жизненной формы или местонахождения популяции (Havström et al., 1993; Henry, Molau, 1997; Arft et al., 1999). Травянистые растения и листопадные кустарнички более чувствительны к потеплению в плане ростовых процессов и репродукции, чем вечнозеленые кустарнички (Arft et al., 1999). Показано также, что внесение удобрений оказывает больший эффект на вегетативный рост, тогда как экспериментальное повышение температуры приводит к более обильному цветению и формированию семян (Havström et al., 1993; Wookey et al., 1994; Henry, Molau, 1997; Stenström, 1999). Гипотеза о том, что косвенным последствием атмосферного потепления в арктических районах окажется ускорение процессов минерализации и увеличение содержания доступных растениям питательных веществ в почве (Nadelhoffer et al., 1992), подтверждается отчасти лишь в тех

экспериментах, где повышалась температура почвы (Shaver et al., 1998; Schmidt et al., 2002). Установлено, что при наличии развитой травяно-моховой дернины небольшое повышение температуры воздуха (на 1—3 °C) практически не вызывает изменения температуры почвы. Соответственно не изменяется и скорость минерализации и доступность питательных веществ почвы для растений (Jonasson et al., 1993; Robinson et al., 1995). Ограниченность минеральных ресурсов в арктических почвах оказывается препятствием для проявления ростовых реакций в ответ на повышение температуры (Berendse, Jonasson, 1992).

У многих арктических трав в корневищах есть запасы питательных веществ, которые имеют адаптивное значение и могут быть использованы в периоды интенсивного роста (Billings, Mooney, 1968; Тихомиров, 1973; Jónsdóttir, Callaghan, 1988, 1990; Jónsdóttir et al., 1996). Если возросшие ростовые потребности не обеспечиваются поступлением питательных веществ из почвы, то вызванный потеплением краткосрочный эффект усиленного роста вегетативных побегов и цветения, вероятно, может достигаться за счет запасенных ресурсов. Но долгосрочным результатом этих процессов станет оскудение запасов, ослабление растения и понижение продуктивности. Целью нашего исследования и было проверить гипотезу о том, что усиленный вегетативный рост и цветение, вызванные экспериментальным повышением температуры воздуха в течение 5 лет, вызовут истощение запасенных ресурсов и понизят концентрации питательных веществ в тканях осоки *Carex bigelowii*. Мы измеряли содержание азота и фосфора, поскольку именно эти макроэлементы считаются лимитирующими рост растений в Арктике и Субарктике (Тихомиров, 1973; Shaver, Chapin, 1995; Shaver et al., 1998). В отличие от других подобных исследований (Shaver, Chapin, 1995; Carlsson, Callaghan, 1990) мы приняли во внимание возможность различия ответных реакций у побегов разных морфологических типов и разного возраста. Также целью работы было выяснить, повлияет ли указанное температурное воздействие на морфометрические признаки, такие как длина и вес корневищ, число, длина и вес листьев, количество дочерних побегов.

Материал и методика

Материал собирали на полевой станции Латнияярве, расположенной в Шведской Лапландии (68°21′ с. ш., 18°31′ в. д.) на высоте 1000 м над ур. м. Эта станция является одной из наиболее активно работающих в циркумполярной сети ITEX (Хитун, Линдског, 1996). Климат района характеризуется как субарктически-альпийский, средняя температура июня—августа за период 1990—1998 гг., по данным станционной метеостанции — 6.5 °C, а среднегодовое количество осадков — 803 мм, однако эти показатели очень сильно варьируют в разные годы. Опытные площадки располагались на пологом юго-западном склоне у подошвы горы, сложенной слюдяным сланцем, в богатом кустарничково-разнотравно-осоковом горнотундровом сообществе, в котором наиболее обильными видами были *Carex bigelowii, C. vaginata*, *Salix reticulata*, *Dryas octopetala*, *Bistorta vivipara*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum* spp. (Stenström and Jónsdóttir, 1997).

Поскольку идея проекта принадлежит И. С. Йонсдоттир, много лет изучающей экологию *Carex bigelowii* (Jónsdóttir, Callaghan, 1988, 1990; Jónsdóttir et al., 1996; Stenström and Jónsdóttir, 1997), эта длиннокорневищная клоновая осока, произрастающая в арктических районах Евразии и Америки, была выбрана объектом нашего исследования. На севере Швеции растет типовой подвид *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. subsp. *bigelowii* (Егорова, 1999). По системе жизненных форм осок,

предложенной Ю. Е. Алексеевым (1976), *Carex bigelowii* относится к группе осок с подземными горизонтальными корневищами, неветвящимися в течение одного вегетационного периода. Эта осока растет симподиально, образуя большие, умеренно разветвленные системы монокарпических побегов длиннокорневищно-розеточного типа (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1981). Каждый монокарпический побег является полициклическим, т. е. имеет 3—4-летний малый жизненный цикл (Серебряков, 1952; Carlsson, Callaghan, 1990; Жмылев и др., 2002), но не все побеги проходят стадию цветения, надземная часть их отмирает после цветения, но подземная (корневище) сохраняется и функционирует как хранилище запасов питательных веществ и как часть всасывающе-транспортной системы физически неразделившегося фрагмента клона. Эффективная внутренняя транслокация питательных веществ является адаптивным преимуществом клоновых растений в условиях лимитированности минерального питания в арктических почвах (Jónsdóttir, Callaghan, 1990; Jónsdóttir et al., 1996).

В зависимости от положения почки на материнском корневище дочерние побеги разделяют (Carlsson, Callaghan, 1990) на: вентральные — развиваются из почки, расположенной на нижней стороне родительского ризома и растут в том же направлении, что и последний, латеральные — возникают из почки на боковой стороне родительского ризома и растут под прямым углом к нему, и дорсальные — возникают из почки на верхней стороне родительского корневища и растут в обратном направлении по отношению к родительскому (рис. 1). Указанные типы побегов различаются и длиной корневища: у вентральных оно наиболее длинное, у дорсальных — короткое, у латеральных — промежуточной длины. С различной длиной

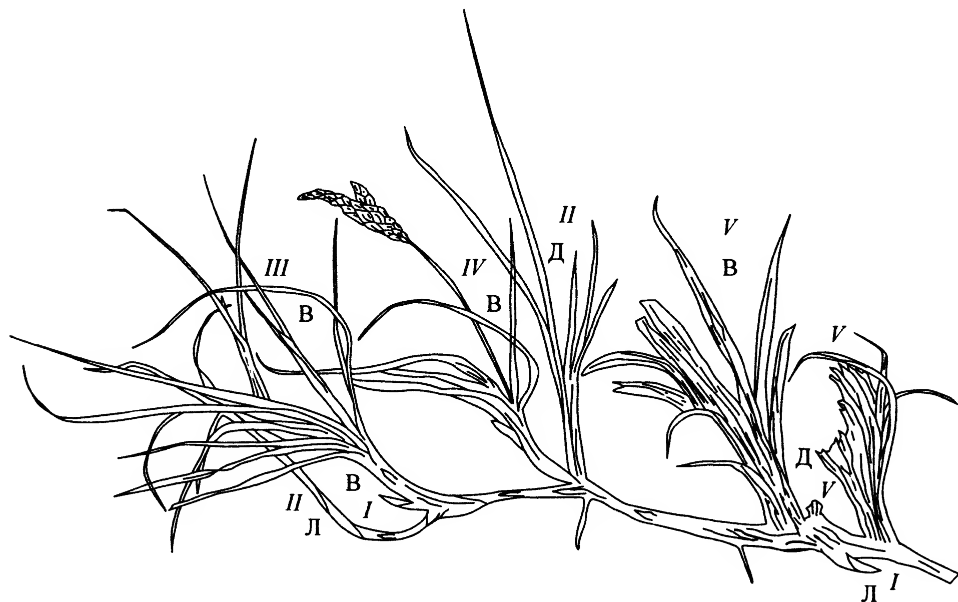


Рис. 1. Часть побеговой системы *Carex bigelowii* (Рисунок с ксерокопии гербарного листа одного из фрагментов, выкопанных для анализа).

Побеги на разных стадиях малого жизненного цикла: *I* — гипогеогенное корневище 1 года жизни, «ювенильный побег»; *II* — молодой вегетативный, у которого старые листья представлены только катафиллами; *III* — зрелый вегетативный на 2—3-м году надземного существования; *IV* — цветущий; *V* — старый подземный побег с засохшей надземной частью. Положение дочернего побега по отношению к материнскому: В — вентральное, Д — дорсальное, Л — латеральное.

корневища связано и функциональное деление побегов — на длинные (guerrilla-type), служащие для распространения и освоения новых пищевых ресурсов, и короткие (phalanx-type), которые служат для «закрепления» на занятом благоприятном микроучастке (Lovett Doust, 1981; Carlsson, Callaghan, 1990).

Схема эксперимента была разработана A. Stenström and I. Jónsdóttir (1997). В 1994 г. было установлено 10 камер с открытым верхом (КОВ) с площадью основания 1 м^2 и заложено 10 контрольных участков (К) размером 1 × 1 м. Чтобы исключить возможное влияние камеры как препятствия для ветроопыления и соответственно различные результаты опыления в камерах и на контрольных участках, всюду проводилось искусственное опыление. Для контроля температуры приповерхностного воздуха на всех 20 участках были установлены мини-логгеры Tiny-Tag^{TM}. В течение 5 вегетационных сезонов температура воздуха в камерах была на 1.5—3.8 °С выше, чем вне их, при значительных межгодичных колебаниях, тогда как температура почвы на глубине 5 см лишь на 0.8 °С выше, чем на контрольных участках (Stenström, 2000).

На каждом из 20 участков в конце августа 1998 г. было выкопано по 3 фрагмента побеговой системы осоки (рис. 1), каждый из которых состоял из 3—10 монокарпических побегов, последовательно соединенных или с ответвлениями. Они были заложены в гербарий. Вся камеральная обработка и химический анализ были выполнены О. В. Хитун в Гётеборге и на биостанции в Абиско. Каждый фрагмент разделен на отдельные побеги, всего их было 298: 142 побега из камер и 156 — из контрольных участков. Каждый побег был расчленен на части: зеленые листья, листовые влагалища, старые листья, эпигипогеогенное (Жмылёв и др., 2002) корневище, цветонос, колоски. Для каждого побега отмечалась стадия или фаза малого жизненного цикла по системе, предложенной I. S. Jónsdóttir, T. V. Callaghan (1988) для этого вида: 1) бесхлорофилльные подземные побеги 1-го года жизни, представляющие собой гипогеогенное горизонтальное корневище с катафиллами (Алексеев, 1996), условно называемые нами «ювенильными»; 2) молодые вегетативные — побеги на 1-м году своего надземного существования, практически не имеющие старых листьев; 3) зрелые вегетативные — побеги на 2- или 3-м году своего надземного существования, имеющие как ассимилирующие, так и старые засохшие листья; 4) цветущие, или репродуктивные побеги; 5) старые подземные — у них надземная часть отмерла (но засохшие листья сохраняются еще несколько сезонов), а корневище продолжает функционировать. Мы использовали не более 3 последовательно соединенных старых побегов, хотя с помощью меченных азота и углерода было показано, что у этого вида функциональная связь и транслокация веществ по корневищам захватывает до 20 поколений побегов (Jónsdóttir, Callaghan, 1988, 1990). Для каждого побега отмечалось его положение на родительском: вентральное, латеральное или дорсальное; число дочерних побегов; число зеленых листьев; общая длина зеленых листьев; число старых листьев (определяли по числу рубцов на корневище); длина корневища (вместе со стеблем); у репродуктивных побегов измерялась длина цветоносного стебля и количество колосков.

Всего нами проанализировано 298 разновозрастных побегов (табл. 1). После их разделения на части для химического анализа было получено 885 проб. Эти пробы высушивали при 60 °С в течение 72 ч и взвешивали. Данные по весу различных частей и побегов в целом (как суммы весов всех составляющих побег органов) также использовались в анализе. Содержание общего азота (органического и аммонийного) и фосфора определяли по методу Кьельдаля (Balsberg-Pahlsson, 1990). Образцы весом 5—70 мг анализировали целиком, а из более тяжелых образцов после измельчения брали навески по 25 мг. В каждый образец добавляли по 2 мл концен-

ТАБЛИЦА 1

Число побегов разного возраста и положения на родительском побеге

Стадия малого жизненного цикла	Положение на родительском побеге							
	Д	Л	В	Итого	Д	Л	В	Итого
	Камеры с открытым верхом				Контрольные участки			
Подземные «ювенильные»	1	1	12	14	1	3	17	21
Молодые вегетативные	4	5	14	23 (36 %)	1	5	20	26 (40 %)
Зрелые вегетативные	2	4	16	22 (34.3 %)	1	6	12	19 (29 %)
Цветущие	2	6	11	19 (29.7 %)	2	6	12	20 (31 %)
Старые подземные	8	11	45	64	6	14	50	70
Всего:	16	26	100	**142**	11	34	109	**156**

Примечание. Положение на родительском побеге: Д — дорсальное, Л — латеральное, В — вентральное. Для стадий с фотосинтезирующей надземной частью представленность в собранном материале указана также в процентах (от числа побегов только в этих стадиях).

трированной серной кислоты и несколько кристаллов катализатора (смесь K_2SO_4 и $CuSO_4$ в соотношении 10 : 1), после кипячения в течение 1—1.5 ч при 400 °C добавляли несколько капель перекиси водорода, чтобы раствор стал прозрачным. Затем концентрации азота и фосфора определяли фотометрически на проточно-впрыскном анализаторе (flow injection analyser, FIAstar 5012, Perstop AB, Höganäs, Sweden). Концентрации элементов выражали в процентах от сухого веса, вычисляли общее количество (пул) азота и фосфора в каждой части (мг) и общий пул для каждого побега, как их сумм.

Для оценки влияния температурного фактора данные анализировали статистически с применением дисперсионного анализа (one-, two- or three-way ANOVA). Предварительно все данные проверялись на нормальность распределения и гомогенность дисперсий, большинство показателей пришлось трансформировать, как это рекомендовано (Underwood, 1997): концентрации в процентах — в арксинус их значений, длины корневищ — в натуральные логарифмы, вес органов — в корень квадратный. Все расчеты выполнялись в программах StatView™, SuperANOVA™ и STATISTICA. Чтобы избежать эффекта псевдорепликации (Underwood, 1997), в 3-факторном дисперсионном анализе данных по концентрациям азота и фосфора мы использовали средние значения концентраций в каждой части растения для каждой фазы жизненного цикла в каждом участке.

Результаты исследования

Анализ морфологических признаков

Несмотря на то что судить о возрастной структуре популяции по собранному материалу (табл. 1) неправомочно (мы искусственно ограничили длину собранных фрагментов 3 последовательно соединенными старыми побегами), тем не менее некоторые заключения можно сделать. Как у многих длиннокорневищных трав (Ценопопуляции..., 1988), у *Carex bigelowii* максимум в возрастном спектре приходится на старые побеги. Они (несмотря на вышеуказанное ограничение) абсолютно преобладали в собранном материале. Представленность в нем стадий развития с

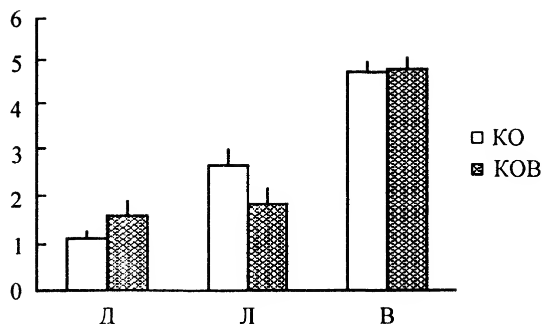


Рис. 2. Длина эпигипогеогенного корневища у побегов, различающихся по положению на родительском побеге.

КОВ — камеры с открытым верхом, КО — контрольные участки, Д — дорсальные побеги, Л — латеральные, В — вентральные. По оси ординат — длина корневища, см.

фотосинтезирующей надземной частью мы оценивали в процентах (табл. 1). Стадии представлены довольно равномерно и практически одинаковым образом и в камерах, и в контроле. Никакого увеличения доли цветущих рамет в камерах на нашем материале не выявлено.

По положению на материнском побеге в изученном материале абсолютно преобладали (до 70 %) вентральные побеги, вне зависимости от температурного фактора. Дорсальные и латеральные составляли 7 и 22 % от числа изученных в контрольных участках и соответственно 12 и 19 % — в камерах.

Однофакторный дисперсионный анализ подтвердил зависимость длины ($F_{2.262}$ = = 21.27, $P < 0.0001$) и веса ($F_{2.262} = 3.79$, $P = 0.024$) корневищ дочерних побегов от того, какое положение они занимают по отношению к родительским. Побеги варьируют по длине корневища, но, как правило, дорсальные и латеральные короче вентральных (рис. 2). Поскольку кривые распределения значений длины корневищ разных типов побегов имели перекрывание (здесь не приводим), мы решили в дальнейшем анализе использовать разделение побегов на длинные и короткие. Основываясь на кривых распределения, мы выбрали за границу длину корневища в 3 см. В среднем длина корневища составляла 6.3 ± 0.2 см у длинных побегов и 1.5 ± ± 0.7 см у коротких.

Естественно, что возраст и тип побегов (длинные или короткие) являются важнейшими факторами, влияющими на исследованные морфологические признаки, но и эффект температуры в ряде случаев статистически подтвердился (табл. 2—4). Результаты 3-факторного дисперсионного анализа, где влияющими факторами были температура, стадия малого жизненного цикла, тип побега, а зависимыми переменными — исследованные морфометрические признаки, приведены в табл. 4. Как уже указывалось, длина корневища является отражением того, к какому функциональному типу (длинные — «распространители» или короткие — «закрепители») относится побег. Помимо различия в длине корневища, побеги «распространители» имели большее число и общую длину зеленых листьев, больше старых листьев и дочерних побегов, чем «закрепители» (табл. 2). Естественно, существенные различия между побегами двух типов были и в массе как указанных органов, так и всего побега в целом (табл. 3). Поскольку рост корневища в длину завершается моментом выхода его эпигеогенной части на поверхность и закрепления корнями, не удивительно, что фактор «стадия жизненного цикла» не влиял на этот признак. Подземные «ювенильные» побеги, как еще не окончившие свой рост, мы в этот ана-

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические показатели побегов, различных по функциональному типу и по стадии малого жизненного цикла

Признак	Тип побега	Побеги							
		молодые вегетативные		зрелые вегетативные		цветущие		старые подземные	
		КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ
Длина корневища, см	Д	6.3 ± 0.6	8.3 ± 1.0	6.6 ± 0.6	8.6 ± 2.0	5.5 ± 0.9	6.0 ± 0.8	6.3 ± 0.4	5.7 ± 0.5
	К	1.2 ± 0.3	1.1 ± 0.2	1.5 ± 0.3	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.3	1.3 ± 0.3	1.9 ± 0.2	1.8 ± 0.5
Общая длина зеленых листьев, см	Д	36.6 ± 3.3	36.8 ± 2.5	41.7 ± 3.9[a]	60.3 ± 4.2[b]	15.0 ± 3.3	12.8 ± 2.2	0	0
	К	26.3 ± 4.6	30.0 ± 3.7	29.2 ± 5.2[a]	43.1 ± 4.3[b]	8.2 ± 1.9	11.3 ± 2.4	0	0
Число зеленых листьев	Д	5.3 ± 0.3[a]	6.3 ± 0.3[b]	5.4 ± 0.5[a]	6.7 ± 0.3[b]	3.3 ± 0.3	2.9 ± 0.4	0	0
	К	4.3 ± 0.4	5.0 ± 0.5	4.0 ± 0.5[a]	5.5 ± 0.4[b]	2.5 ± 0.6	2.9 ± 0.6	0	0
Число старых листьев	Д	13.4 ± 0.5	12.9 ± 1.1	18.5 ± 2.3	17.3 ± 1.4	22.1 ± 1.3	21.7 ± 0.9	25.6 ± 0.7[a]	21.8 ± 0.7[b]
	К	12.7 ± 1.5[a]	7.9 ± 0.9[b]	19.1 ± 2.0	14.3 ± 1.9	22.2 ± 2.0	19.4 ± 1.0	22.7 ± 1.3[a]	18.3 ± 1.0[b]
Число дочерних побегов	Д	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.8 ± 0.2	1.1 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.2 ± 0.1
	К	0.2 ± 0.2	—	0.6 ± 0.3	0.5 ± 0.2	0.9 ± 0.3	0.4 ± 0.2	0.9 ± 0.2	0.5 ± 0.2

Примечание. КО — контрольные участки, КОВ — камеры с открытым верхом. Типы побегов: Д — длинные, К — короткие. Разные надстрочные буквенные индексы обозначают значимое ($P \leq 0.05$) влияние температуры. Значимость различий, обусловленных типом побегов, здесь не отмечена (см. текст).

ТАБЛИЦА 3

Сухая масса частей растения у побегов разного типа на разных стадиях малого жизненного цикла, мг

Часть растения	Тип побега	Побеги							
		молодые вегетативные		зрелые вегетативные		цветущие		старые	
		КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ
Зеленые листья	Д	55.6 ± 7.5	50.4 ± 6.4	68.7 ± 10.4[a]	84.1 ± 13.5[b]	23.3 ± 6.4	17.1 ± 3.1		
	К	31.6 ± 9.7	32.7 ± 5.5	45.7 ± 9.3[c]	70.0 ± 16.0[d]	11.7 ± 3.7	13.4 ± 2.7		
Старые листья	Д	60.2 ± 5.3	36.9 ± 6.6	83.0 ± 13.2	87.7 ± 13.1	135.4 ± 17.6	120.7 ± 20.6	74.6 ± 7.9	76.3 ± 7.2
	К	46.2 ± 10.9	22.2 ± 5.5	85.3 ± 17.7	78.7 ± 11.0	82.5 ± 13.2	118.2 ± 15.1	55.5 ± 8.9	55.7 ± 7.8

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Часть растения	Тип побега	Побеги							
		молодые вегетативные		зрелые вегетативные		цветущие		старые	
		КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ	КО	КОВ
Корневище	Д	40.5 ± 5.6	38.0 ± 9.6	35.0 ± 5.6[a]	77.9 ± 14.4[b]	60.3 ± 11.0	69.0 ± 11.3	58.0 ± 4.3	58.1 ± 5.5
	К	15.2 ± 3.4	7.3 ± 1.5	35.0 ± 16.0	40.1 ± 16.4	37.0 ± 14.8	27.9 ± 5.3	24.3 ± 5.9	21.8 ± 3.7
Весь побег	Д	161.6 ± 16.4	146.2 ± 20.7	197.9 ± 25.6[a]	270.8 ± 35.8[b]	290.1 ± 38.6	260.0 ± 36.2	135.4 ± 9.4	135.0 ± 11.0
	К	107.7 ± 29.7	71.7 ± 11.7	160.2 ± 42.7	214.0 ± 36.5	159.3 ± 27.4	215.2 ± 20.6	68.0 ± 8.6	78.3 ± 9.0

Примечание. КО — контрольные участки, КОВ — камеры с открытым верхом. Тип побега: Д — длинный, К — короткий. Буквенные индексы показывают достоверность ($P < 0.05$) различий, обусловленных температурным фактором; достоверность различий, обусловленных типом побега здесь не показана.

ТАБЛИЦА 4

Значение F_{df} и P в трехфакторном дисперсионном анализе морфометрических признаков *Carex bigelowii*

Признак	Факторы						Взаимодействие факторов			
	температура		стадия жизненного цикла		тип побега (короткий или длинный)		температура, стадия		температура, тип побега	
	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P	F_{df}	P
Длина корневища	$0.002_{1.104}$	0.969	$1.49_{1.104}$	0.302	$16.98_{1.104}$	**<0.001**	1.19	0.129	$0.70_{1.104}$	0.418
Масса корневища	$0.74_{1.264}$	0.390	$5.21_{4.264}$	**<0.001**	$24.94_{1.264}$	**<0.001**	$3.45_{4.264}$	**0.021**	$1.77_{1.264}$	0.184
Число зеленых листьев	$7.51_{1.124}$	**0.007**	$40.36_{2.124}$	**<0.001**	$15.09_{1.124}$	**<0.001**	$3.30_{2.124}$	**0.04**	$0.27_{1.124}$	0.604
Общая длина зеленых листьев	$7.49_{1.123}$	**0.007**	$58.21_{2.123}$	**<0.001**	$15.84_{1.123}$	**<0.001**	$4.89_{1.123}$	**0.009**	$0.18_{1.123}$	0.67
Масса зеленых листьев	$1.01_{1.107}$	0.317	$28.67_{2.107}$	**<0.001**	$9.76_{1.107}$	**0.002**	$6.78_{2.107}$	**0.003**	$0.84_{1.107}$	0.361
Число старых листьев	$12.73_{1.289}$	**<0.001**	$87.34_{4.289}$	**<0.001**	$6.54_{1.289}$	**0.011**	$1.37_{4.289}$	0.243	$4.49_{1.289}$	**0.035**
Масса старых листьев	$0.22_{1.231}$	0.634	$19.46_{3.231}$	**<0.001**	$6.78_{1.231}$	**0.01**	$1.02_{1.231}$	0.386	$0.70_{3.231}$	0.402
Масса всего побега	$0.13_{1.248}$	0.716	$46.13_{4.248}$	**<0.001**	$19.05_{1.248}$	**<0.001**	$3.642_{4.248}$	**0.036**	$0.168_{1.248}$	0.682

лиз не включали. Дисперсионный анализ не показал и влияния температуры на длину корневища (табл. 4).

Существенное влияние температуры выявлено на число зеленых листьев, их общую длину и число старых листьев (табл. 4). Однако в первых двух случаях установлено взаимодействие факторов «температура» и «стадия», и разные стадии были проанализированы раздельно; в третьем случае взаимодействовали факторы «температура» и «тип побега». Это означало, что разные типы побегов по-разному реагируют на повышение температуры, и они также проанализированы раздельно в 2-факторном дисперсионном анализе.

Молодые и зрелые вегетативные побеги одного типа не различались по числу зеленых листьев, но у них листьев было больше, чем у репродуктивных побегов. В камерах у обоих типов побегов в вегетативных стадиях было в среднем на 1 зеленый лист больше, чем на контрольных площадках (табл. 2). 2-факторный дисперсионный анализ показал, что различия в общей длине зеленых листьев в камерах и на контрольных участках статистически достоверны только у зрелых вегетативных побегов. У них длина в камерах была больше. У цветущих побегов было наименьшее число листьев и их общая длина, никакой реакции на температурный фактор не выявлено (табл. 2).

У цветущих побегов определялась также длина цветоносного стебля. Никаких достоверных различий по этому показателю ни в зависимости от температуры, ни в зависимости от типа побега выявлено не было: у длинных побегов на контрольных участках длина цветоносного стебля составляла 11.5 ± 1.3 см, в камерах — 11.4 ± 2.5, у коротких побегов соответственно 14.0 ± 3.3 и 12.5 ± 2.3 см.

Все факторы имели достоверное влияние на число старых листьев (табл. 4). Естественно, что число их возрастало с переходом к каждой последующей стадии жизненного цикла. Температура имела негативное влияние на этот показатель, т. е. в камерах отмечено несколько меньшее число старых листьев. Но поскольку выявилось взаимодействие между факторами «тип побега» и «температура», разные типы были проанализированы отдельно. Статистически достоверными различия по числу старых листьев оказались лишь у коротких молодых вегетативных побегов и у старых побегов обоих типов (табл. 2). Как и в случае с корневищами, подземные побеги 1-го года жизни мы в анализ не включали. У них число старых листьев (в данном случае катафиллов) у вентральных побегов (поскольку рост не закончен, мы различали их не по длине корневища, а по положению на родительском побеге) в контроле — 4.8 ± 0.5, в камерах — 6.1 ± 0.8, а у дорсальных и латеральных — соответственно 4.0 ± 0.6 и 5.0 ± 0.8.

Сухая масса различных частей растения различалась на разных стадиях жизненного цикла и у побегов разного типа. Неудивительно, что у длинных побегов показатели массы были, как правило, почти вдвое выше, чем у коротких (табл. 3). Исключение составляли только репродуктивные структуры. По массе цветоносного стебля и колосков разные типы побегов статистически не различались ($F_{1.37}$ = = 0.11, P = 0.74 — для стебля; $F_{1.37}$ = 0.09, P = 0.77 — для колосков). Масса цветоносного стебля у длинных побегов на контрольных участках — 33.8 ± 6.4 мг, а в КОВ — 25.8 ± 4.2, у коротких побегов соответственно 23.5 ± 5.9 и 28.3 ± ± 5.0 мг; масса колосков у длинных побегов на контрольных участках — 21.3 ± 3.7, в КОВ — 21.6 ± 3.9 мг, у коротких побегов соответственно 15.8 ± 8.3 и 24.2 ± 15.1 мг. Влияние температуры на массу репродуктивных органов не выявлено ($F_{1.37}$ = 0.889, P = 0.354). По массе зеленых листьев молодые и зрелые вегетативные побеги мало отличались, но как и по их числу и длине, значительно превосходили цветущие побеги. Общая масса была больше у цветущих побегов и меньше —

у старых подземных, вегетативные побеги занимали промежуточное положение, зрелые вегетативные были тяжелее молодых (табл. 3). Масса вентральных «ювенильных» побегов из контрольных участков составляла 15.9 ± 3.5 мг, а из КОВ — 29.6 ± 6.5, а дорсальных и латеральных побегов соответственно 6.0 ± 0.6 и 5.6 мг, но число наблюдений для них статистически неудовлетворительно, поэтому мы не обсуждаем этот результат.

Влияние температуры на массу побегов в целом или отдельных частей растений не обнаружено, но поскольку было выявлено взаимодействие факторов «температура» и «стадия развития» (табл. 4), после раздельного анализа разных стадий статистически достоверным оказалось различие в массе (тяжелее в камерах) зеленых листьев, корневищ и всего побега в целом у зрелых вегетативных побегов (табл. 3).

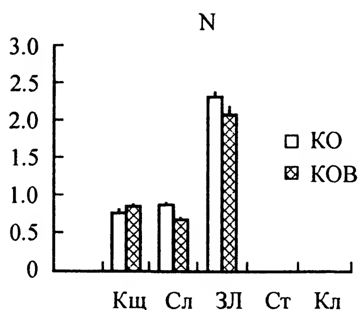
Анализ минерального состава растений

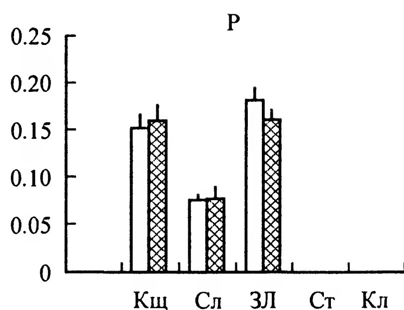
Чтобы проверить, не вызваны ли различия в концентрациях питательных веществ естественными микроразличиями условий на участках, однофакторные дисперсионные анализы (фактор — номер участка) были проведены раздельно для данных из контрольных участков ($F_{9.439}$ = 1.08, P = 0.37) и из камер ($F_{9.433}$ = 1.65, P = 0.12). Достоверность влияния этого фактора не подтвердилась и далее он не учитывался. В 3-факторном дисперсионном анализе проверяли достоверность влияния на концентрацию веществ таких факторов, как температура, стадия жизненного цикла, орган растения. Хотя ранее для популяции осоки из окрестностей Абиско было показано (Carlsson, Callaghan, 1990) отсутствие различий в концентрациях веществ в тканях у побегов разного положения, мы проверили влияние типа побега (короткий или длинный) на нашем материале в однофакторных анализах раздельно в опытном и контрольном варианте. Различия не выявлены, поэтому фактор «тип побега» мы не учитывали.

3-факторный дисперсионный анализ показал высокую (P < 0.001 во всех случаях) достоверность влияния всех учитывавшихся факторов (температуры, органа растения и стадии жизненного цикла) на концентрацию азота и фосфора (% в сухой массе) тканей осоки. Самым важным по силе влияния оказался собственно морфологический фактор — разные органы осоки существенно различались по содержанию питательных веществ ($F_{6.336}$ = 342.61 для азота и $F_{6.336}$ = 37.74 — для фосфора). Выявлено воздействие температуры ($F_{1.336}$ = 25.68 для азота и $F_{1.336}$ = 11.29 — для фосфора). Температура оказала в общем негативное влияние на концентрацию азота и фосфора в большинстве органов за несколькими исключениями (рис. 3).

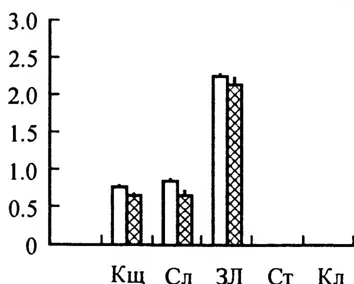
Концентрация азота варьирует в разных органах, а также на разных стадиях жизненного цикла от 0.45 до 2.35 % (рис. 3). Наибольшая концентрация отмечена в зеленых листьях, за ними в порядке понижения колоски, цветоносные стебли, молодые гипогеогенные корневища 1-го года жизни («ювенильные»), старые листья, гипоэпигеогенные корневища. В корневищах ювенильных побегов содержание азота составляло 1.173 ± 0.113 % на контрольных участках и 1.247 ± 0.109 % в камерах. Обнаружено изменение в содержании азота на разных фазах жизненного цикла. Старые подземные побеги имели значительно меньшие концентрации, чем побеги с живой надземной частью. У последних содержание азота в одинаковых типах частей достоверно не различалось между стадиями. Поскольку для азота в отличие от фосфора было выявлено взаимодействие всех факторов ($F_{11.336}$ = 2.13, P = 0.02), влияние температуры проверялось в однофакторном анализе по каждому

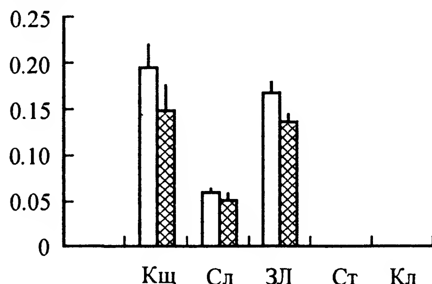
Молодые вегетативные побеги



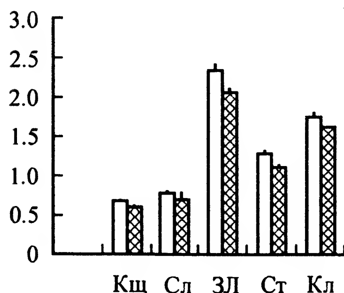


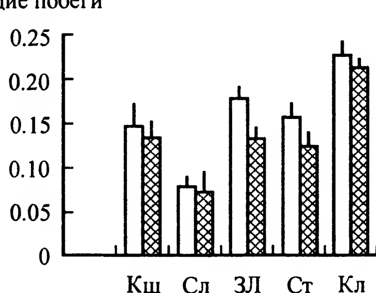
Зрелые вегетативные



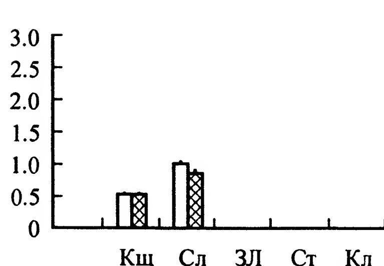


Цветущие побеги





Старые побеги



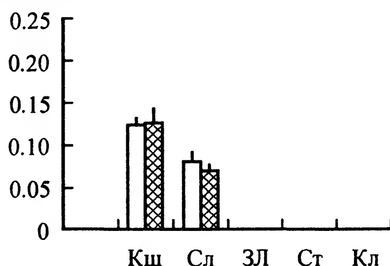


Рис. 3. Содержание азота и фосфора в органах *Carex bigelowii* на разных стадиях жизненного цикла (доля от сухой массы, %).

КОВ — камеры с открытым верхом, КО — контрольные участки; Кщ — корневища, ЗЛ — зеленые листья, Сл — старые засохшие листья, Ст — цветоносный стебель, Кл — колоски. По оси ординат — содержание азота (слева) и фосфора (справа) (доля от сухой массы, %).

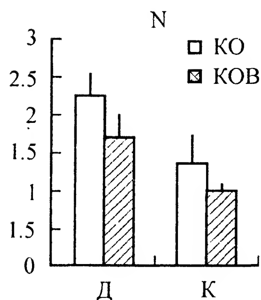
органу растения и стадии жизненного цикла. Хотя в камерах почти всегда отмечались более низкие концентрации (рис. 3), статистически ($P < 0.05$) влияние температуры подтвердилось только для старых листьев, старых подземных и всех вегетативных побегов, для влагалищ листьев вегетативных побегов, для корневищ у цветущих побегов, корней у старых подземных побегов (данные не приводим), оно было близко к достоверному в зеленых листьях у цветущих ($P = 0.08$) и молодых вегетативных ($P = 0.095$) побегов.

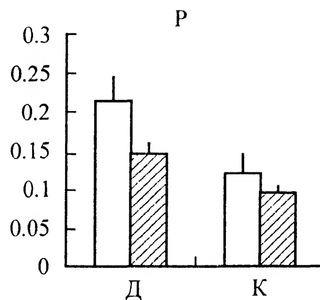
Концентрация фосфора (рис. 3) в тканях осоки примерно на порядок ниже, чем азота, она варьирует в пределах от 0.05 до 0.23 % и незначительно различается у некоторых органов в зависимости от стадии развития. Общая тенденция иная, чем для азота. Самая высокая концентрация фосфора найдена в молодых гипогеогенных корневищах 1-го года жизни (0.202 ± 0.022 % на контрольных участках и 0.165 ± 0.012 % в камерах) и в колосках цветущих побегов (соответственно 0.228 ± 0.017 % и 0.213 ± 0.011 %). В зеленых листьях, цветоносах и корневищах у всех поколений с живой надземной частью концентрация фосфора немного ниже и близка между собой. Самая низкая концентрация фосфора — в старых листьях. Она также была различной в побегах на разных стадиях жизненного цикла, но у побегов с живой надземной частью различия статистически недостоверны. Стадия жизненного цикла сильнее влияла на концентрацию азота ($F_{4,336} = 21.79$), чем фосфора ($F_{4,336} = 5.67$), содержание которого более постоянно в тканях. Влияние температуры на концентрацию фосфора в целом достоверно, а поскольку взаимодействия факторов выявлено не было, не было и необходимости раздельного анализа разных частей растения и стадий. В камерах концентрация была немного ниже, чем в контрольных участках.

Хотя влияние температуры на концентрацию азота и фосфора в целом статистически подтвердилось, доля влияния этого фактора, рассчитанная методом Плохинского (Лакин, 1980), значительно ниже (всего 3 %), чем вариация, обусловленная собственно биологическими механизмами — морфологией (73 %) и онтогенезом (13 %).

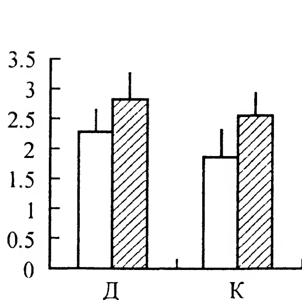
Не удивительно, что при анализе общего запаса (пула) азота и фосфора у разных побегов влияние температуры не выявилось как достоверное ($F_{1,247} = 0.04$, $P = 0.84$ для азота и $F_{1,247} = 1.04$, $P = 0.88$ для фосфора). Общее содержание каждого из элементов в каждом побеге вычислялось как сумма содержания его в каждом из органов. При пересчете на вес органов относительно малые различия в концентрации нивелировались. Трехфакторный анализ пулов показал, что на них наибольшее влияние оказывают стадия жизненного цикла ($F_{4,247} = 64.91$, $P < 0.001$ для азота и $F_{4,247} = 34.65$, $P < 0.001$ для фосфора) и тип побега (соответственно $F_{1,247} = 15.77$, $P < 0.001$ и $F_{1,247} = 13.23$, $P < 0.001$). Взаимодействия факторов выявлено не было. Тип побега не влиял на концентрации азота и фосфора, но при определении общего содержания питательных веществ, так же как и общей массы побегов, этот фактор был важен. Длинные побеги имели больший общий запас ресурсов, чем короткие. В целом запасы питательных веществ показывают такую же тенденцию, как и масса. Самые большие — у зрелых вегетативных и цветущих рамет (рис. 4), самые малые, несмотря на самую высокую концентрацию — у гипогеогенных корневищ 1-го года жизни. В вентральных «ювенильных» побегах общее содержание фосфора составляет 0.17 ± 0.06 мг на контрольных участках и 0.28 ± 0.04 — в КОВ, в дорсальных и латеральных — значительно меньше, соответственно 0.09 ± 0.02 и 0.05 мг. Такая же тенденция и по содержанию азота: в вентральных побегах соответственно 2.25 ± 0.3 и 1.69 ± 0.3 мг, а в прочих — 1.35 ± 0.4 и 0.98 ± 0.14 мг. Из-за значительно большей массы зрелых вегетативных побегов

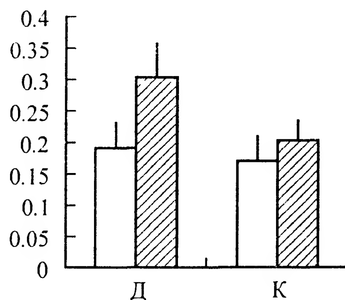
Молодые вегетативные побеги



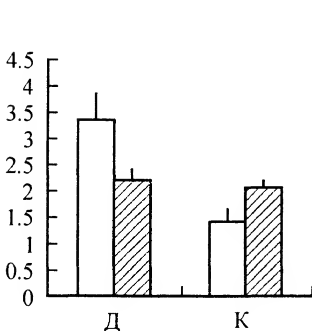


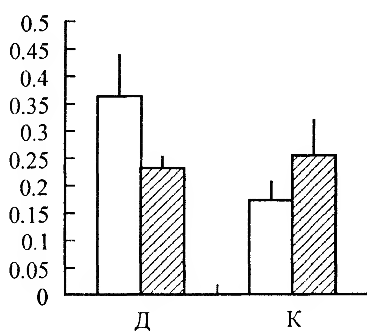
Зрелые вегетативные побеги



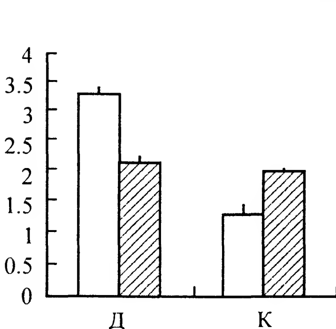


Цветущие побеги





Старые побеги



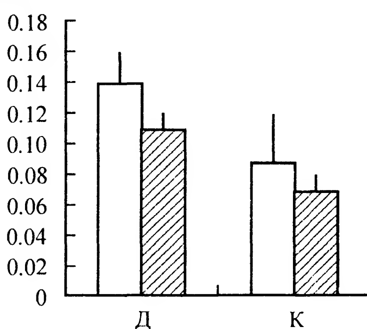


Рис. 4. Общее содержание азота и фосфора (мг) в побегах *Carex bigelowii* на разных стадиях жизненного цикла.

КОВ — камеры с открытым верхом, КО — контрольные участки; Д — длинные побеги; К — короткие побеги. По оси ординат — общее содержание азота (слева) и фосфора (справа) (мг).

в камерах, пулы там тоже были больше, несмотря на более низкие концентрации элементов. Неожиданно высоким было содержание азота в старых побегах, в том числе и в их старых высохших листьях, тогда как содержание фосфора в них резко сократилось.

Обсуждение и выводы

Полученные результаты не только свидетельствуют о том, что повышение температуры окружающего воздуха сказывается на росте и ресурсном статусе *Carex bigelowii*, но и показывают разнообразие реакций растений в зависимости от внутренних биологических факторов (тип побега, стадия развития, орган растения). Сильная вариабельность побегов *Carex bigelowii* в зависимости от стадии жизненного цикла, как по росту и репродукции, так и по содержанию питательных веществ была известна и ранее (Carlsson, Callaghan, 1990, 1991; Jónsdóttir, Callaghan, 1990; Jónsdóttir, 1991; Stenström, Jónsdóttir, 1997), но различия побегов впервые учтены столь детально для выяснения реакции на температуру. Наши результаты четко показывают важность учета разных типов побега и разных стадий жизненного цикла, поскольку реакции их различны. На содержание питательных веществ влияние температуры значительно слабее, чем собственных биологических механизмов осоки. Возможно, поэтому оно и не было выявлено в предыдущих исследованиях (Chapin et al., 1986; Hobbie, Chapin, 1998), где различия побегов во внимание не принимались.

Повышение температуры влияло на морфометрические признаки вегетативных стадий развития осоки, но никак не сказывалось на цветущих побегах. В камерах у вегетативных побегов развивалось больше листьев, были больше их длина и масса. Наши результаты по длине зеленых листьев в целом подтверждают данные, полученные на этих же участках после 2 лет эксперимента (Stenström, Jónsdóttir, 1997). Также положительный эффект температуры на биомассу зеленых листьев отмечался и на Аляске (Hobbie et al., 1999). В Исландии, напротив, побеги *C. bigelowii* в камерах имели меньше листьев и меньшую их длину (Stenström, 2000). Последнее еще раз подтверждает, что местная специфика может очень сильно влиять на результат манипуляций с температурой. Число листьев у осок — довольно стабильный признак (Алексеев, 1996). Отмечаемое нами различие — в среднем на 1 лист — находится в пределах естественной вариации у этого вида. Такие различия, безотносительно к температурному фактору, отмечались у исследованной популяции осоки в разные годы (Stenström, 2000). Разница в числе зеленых листьев, возможно, обусловлена не их более интенсивным формированием (тем более, что увеличения в числе старых листьев в камерах не отмечено), а большей продолжительностью жизни индивидуального листа. Такие наблюдения в камерах с открытым верхом в горах северной Японии имеются для листопадных кустарничков *Vaccinium uliginosum* и *Arctous alpina* (Suzuki, Kudo, 1997). В Латнияярве подобный эффект, в том числе и у *Carex bigelowii*, вызывали манипуляции с более ранним освобождением экспериментальных участков от снега (Kudo et al., 1999).

Молодые и зрелые вегетативные побеги мало различаются по числу, массе и общей длине зеленых листьев, но значительно превосходят по этим показателям цветущие раметы, что, по-видимому, отражает природную ритмику этого вида. Никаких статистически значимых различий в массе колосков или цветоносов в камерах и контроле в нашем исследовании не выявлено, тогда как по данным A. Stenström (1999), в первые 2 года эксперимента колоски в камерах были тяжелее,

но на 3-й год различия не выявились. На Аляске, напротив, в камерах отмечалось уменьшение и числа сформировавшихся семян, и массы колосков (Hobbie et al., 1999).

Carlsson, Callaghan (1990) показали, что вероятность перехода в стадию цветения связана с размером побега в предшествующий год. С этим вполне согласуются наши измерения, показавшие наибольшую биомассу именно у цветущих побегов. Некоторое увеличение биомассы вегетативных побегов в камерах может означать, что большее их число сможет заложить цветочную почку для следующего года. В собранном нами на 5-й год опыта материале увеличения представленности цветущих побегов в камерах не отмечено, однако в наблюдениях *in situ* оно отмечалось в первые 3 года эксперимента (но не на 4-й год) (Stenström, Jónsdóttir, 1997; Stenström, 2000). Можно предположить, что выявленное нами уменьшение концентрации элементов минерального питания у опытных растений обусловило эту тенденцию.

В нашем анализе изменения числа дочерних побегов не выявлено, так же как и никаких изменений в пропорциях побегов разного типа. Подобным образом непрямые измерения производства дочерних побегов (по плотности молодых вегетативных) в субарктической Аляске (Hobbie et al., 1999) и в Исландии (Stenström, 2000) не показали влияния повышенной температуры. Такие результаты не подтверждают предположения Carlsson, Callaghan (1990) о том, что в более благоприятных условиях у *Carex bigelowii* увеличивается образование дочерних побегов, причем со сдвигом в сторону коротких побегов. Но их предположение строилось на экспериментах с подкормкой, причем дозы удобрения превышали возможное увеличение доступности элементов в результате потепления.

Определенная нами концентрация азота и фосфора и выявленные различия ее в разных частях осоки в целом находятся в согласии с данными, полученными для этого вида в других местах другими авторами (Shaver, Chapin, 1980; Carlsson, Callaghan, 1990; Hobbie, Chapin, 1998). Разные органы растения существенно различаются по содержанию питательных элементов. Выявлены разные тенденции в накоплении питательных элементов в органах растения. Показана бóльшая вариабельность содержания азота в разных органах и на разных стадиях жизненного цикла и относительно «стабильное» содержание фосфора. Эти закономерности находят подтверждение и в работах на других растениях (Дроздова, Алексеева-Попова, 1999; Игошина и др., 1996). Они отражают различия в метаболизме этих элементов. Ускоренный рост зрелых вегетативных побегов вызвал некоторое разбавление концентрации питательных веществ в их тканях. Увеличение пулов питательных веществ в этих побегах не сказалось на значимом уменьшении пулов в других побегах. Такой результат свидетельствует о более интенсивном поглощении клоном питательных веществ в более теплых условиях и подтверждает высокую «буферность» клоновых растений, по крайней мере в отношении небольших температурных изменений. Некоторое разбавление концентрации питательных веществ (хотя в большинстве случаев статистически не подтвердившееся, но при $0.5 < P < 0.1$), вероятно, играет роль в отмечавшемся (Stenström, 2000) в камерах после 4 лет наблюдений уменьшении доли цветущих побегов. Неожиданным было обнаружение довольно низкого содержания питательных веществ в запасающих органах — корневищах. Единственным объяснением этого может быть лишь то, что перераспределение веществ в сторону запасающих органов происходит еще позже в конце сезона, может быть, после выпадения снега.

Хотя снижение содержания питательных веществ в тканях тундровых граминоидов в ответ на повышение температуры ранее не фиксировалось, подобные

реакции были отмечены у других жизненных форм, в частности у кустарничков (Hobbie, Chapin, 1998; Jonasson et al., 1999). Такая реакция находится в соответствии с общим трендом увеличения концентрации питательных веществ в тканях при более холодном климате (Körner, 1989).

Благодарности

Выполнение этого проекта стало возможным благодаря стипендии Svenska Institutet, полученной О. В. Хитун в 1999—2000 гг. О. В. Хитун благодарит своих шведских соавторов за помощь в получении стипендии, разнообразную практическую помощь во время пребывания в Швеции и постоянные консультации при проведении статистической обработки. Также выражаю признательность А. Т. Загидуллиной за помощь в освоении статистических компьютерных программ и анализе данных, Н. В. Анисимовой за помощь в подготовке рис. 1, Т. Г. Полозовой и Н. В. Алексеевой-Поповой за ценные замечания по рукописи. Marcos Méndez и Majlis Kardefelt помогли освоить работу с анализатором FIA. Химический анализ проводился О. Хитун на оборудовании Abisko Research Station, всем сотрудникам и руководству которой мы выражаем признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е. Жизненные формы осок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. № 4. С. 90—96.

Алексеев Ю. Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 251 с.

Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). III. Растения сем. *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 1—12.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.—Сент-Луис, 1999. 772 с.

Жмылев П. Ю, Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Уч. пособие. М., 2002. 240 с.

Игошина Т. И., Алексеева-Попова Н. В., Секретарева Н. А. О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38—47.

Лакин Г. Ф. Биометрия. Уч. пособ. для биол. спец. вузов. М., 1980. 293 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземноползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161—179.

Тихомиров Б. А. Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 288—296.

Хитун О. В., Линдског А. С. Ботанико-экологические исследования на полевой станции «Латнияярве» (Шведская Лапландия) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 118—123.

Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др., 1988. 148 с.

Arft A.M., Walker M. D., Gurevitch J. et al. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the International Tundra Experiment // Ecol. Monogr. 1999. Vol. 69. N 4. P. 491—511.

Balsberg-Pahlsson A.-M. Handledning i kemiska metoder vid vaxtekologiska arbeten // Medd. fran växtekologiska avdellingen Lunds universitet. 1990. Vol. 52. P. 30—35.

Berendse F., Jonasson S. Nutrient use and nutrient cycling in northern ecosystems // Chapin F. S. III, et al. (eds) Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective. 1992. Academic Press, San Diego. P. 337—356.

Billings W. D., Mooney H. A. The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Rev. 1968. Vol. 43. P. 481—529.

Carlsson B. A., Callaghan T. V. Programmed tiller differentiation, intraclonal density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii* // Oikos. 1990. Vol. 58. P. 219—230.

Chapin E. S. III, Shaver G. R. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field // Ecology. 1985. Vol. 66. P. 564—576.

Havström M., Callaghan T. V., Jonasson S. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf shrub, to environmental perturbation among three contrasting high and subarctic sites // Oikos. 1993. Vol. 66. P. 389—402.

Henry G. H. R., Molau U. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX) // Global Change Biology. 1997. Vol. 3 (Suppl. 1). P. 1—9.

Hobbie S. E., Chapin F. S. III. The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen and CO_2 flux to experimental warming // Ecology. 1998. Vol. 79. P. 1526—1544.

Hobbie S. E., Shevtsova A., Chapin F. S. III. Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra // Oikos. 1999. Vol. 84. P. 417—434.

Jonasson S. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality // Oikos. 1992. Vol. 63. P. 420—429.

Jonasson S., Havström M., Jensen M., Callaghan T. V. In situ mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change // Oecologia. 1993. Vol. 95. P. 179—186.

Jónsdóttir I. S., Callaghan T. V. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii* // Oikos. 1988. Vol. 52. P. 120—128.

Jónsdóttir I. S., Callaghan T. V. Intraclonal translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* Torr. ex. Schwein. using ^{15}N and nitrate reductase assays // New Phytologist. 1990. Vol. 114. P. 419—428.

Jónsdóttir I. S., Callaghan T. V., Headley A. D. Resource dynamics within arctic clonal plants // Ecol. Bull. 1996. Vol. 45. P. 53—64.

Kudo G., Nordenhäll U., Molau U. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden // Ecoscience. 1999. Vol. . N 3. P. 439—450.

Körner Ch. The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison // Oecologia. 1989. Vol. 81. P. 379—391.

Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats // J. Ecol. 1981. Vol. 69. P. 743—755.

Marion G. M., Henry G. H. R., Frecknan D. W. et al. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems // Global change biology. 1997. Vol. 3. Suppl. 1. P. 20—32.

Maxwell B. Arctic climate: potential for change under global warming // Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective. Eds Chapin F. S. III, Jefferies R. L., Reynolds J. F., Shaver G. R., Svoboda J. 1992. San Diego. P. 11—34.

Nadelhoffer K. J., Giblin A. E., Shaver G. R., Linkins A. E. Microbial processes and plant nutrient availability in Arctic soils // Arctic ecosystems in a changing climate, an ecophysiological perspective. Eds. Chapin F. S. III, Jefferies R. L. et al. 1992. San Diego. P. 281—300.

Robinson C. H., Wookey P. A., Parsons A. N., Potter J. A., Callaghan T. V., Lee J. A., Press M. C. Welker J. M. Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high Arctic polar semidesert and a subarctic dwarf shrub heath // Oikos. 1995. Vol. 14. P. 503—512.

Schmidt I. K., Jonasson S., Shaver G. R. et al. Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming // Plant and Soil. 2002. Vol. 242. P. 93—106.

Shaver G. R., Chapin F. S. III. Long-term responses to factorial NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species // Ecography. 1995. Vol. 18. P. 259—275.

Shaver G. R., Johnson L. C., Cades D. H. et al. Biomass and CO_2 flux in wet sedge tundras: responses to nutrients, temperature and light // Ecol. Monogr. 1998. Vol. 68. N 1. P. 75—97.

Stenström A. Sexual reproductive ecology of *Carex bigelowii*, an arctic-alpine sedge // Ecography. 1999. Vol. 22. P. 305—313.

Stenström A. From pollination to variation — reproduction in arctic clonal plants and the effects of simulated climate change // Avhandl. filosofie doktorsexamen i Miljövetenskap. Göteborg, 2000.

Stenström A., Jónsdóttir I. S. Responses of the clonal sedge, *Carex bigelowii*, to two seasons of simulated climate change // Global Change Biology. 1997. Vol. 3. Suppl. 1. P. 89—96.

Suzuki S., Kudo G. Short-term effects of simulated environmental change in phenology, leaf traits and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan // Global Change Biology. 1997. Vol. 3. Suppl. 1. P. 108—115.

Underwood A. J. Experiments in ecology // Cambridge University Press, Cambridge. 1997.

Wookey P. A., Welker J. M., Press M. C. et al. Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* L. to simulated environmental change at a high arctic polar semidesert // Oikos. 1994. Vol. 70. P. 131—139.

SUMMARY

Experiments with slightly increased air temperature are carried out in the frames of International Tundra Experiment according to unified methods. The effect of temperature on morphometric parameters and nutrients concentration was revealed, though inner biological mechanisms of the plant are the most important. The increase in growth was revealed in vegetative tillers, whereas no changes were recorded in flowering tillers. Broad literature sources are referred.

УДК 581.822; 581.84 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© Л. Е. Муравник, А. Н. Иванова

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ СИНТЕЗА НАФТОХИНОНОВ В ЖЕЛЕЗКАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DROSERA* (*DROSERACEAE*)

L. E. MURAVNIK, A. N. IVANOVA. ULTRASTRUCTURAL BASIS OF THE NAPHTHOQUINONE SYNTHESIS IN *DROSERA* (*DROSERACEAE*) GLANDS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: muravnik@kd1537.spb.edu
Поступила 25.05.2004
Окончательный вариант получен 09.06.2004

Изучалась ультраструктура секреторных клеток железистых волосков (щупалец) листьев у 25 видов трех подродов — *Drosera*, *Ergaleium*, *Regiae* плотоядных растений рода *Drosera* в связи с предполагаемой способностью этих железок синтезировать нафтохиноны. Впервые обнаружена корреляция между накоплением нафтохинонов и наличием вакуолярных включений. В цитоплазме секреторных клеток железок у большинства видов, синтезирующих 7-метилюглон или плюмбагин, выявляются гладкий эндоплазматический ретикулум (АЭР), довольно крупные лейкопласты с короткими ретикулярными футлярами и хорошо развитые митохондрии. У видов росянок, не синтезирующих нафтохиноны, агранулярный ретикулум развит в меньшей степени, лейкопласты мелкие, ретикулярные футляры отсутствуют. Делается вывод о причастности лейкопластов, АЭР и митохондрий к синтезу нафтохинонов и последующем отложении этих соединений в вакуолях. Имеется корреляция между степенью развития АЭР и количеством липидных капель в цитоплазме.

Ключевые слова: *Drosera*, плотоядные растения, железистые волоски, ультраструктура, эндоплазматический ретикулум, пластиды, митохондрии, нафтохиноны.

Одним из приспособлений плотоядных растений к привлечению насекомых является красный цвет их листовых железок. У растений *Drosera* в состав пигментов, обнаруженных в железках, входят флавоноиды, антоцианины, каротиноиды и нафтохиноны (Juniper et al., 1989). Будучи токсичными для цитоплазмы клеток, флавоноиды и антоцианины откладываются в изолированных мембраной компартментах — вакуолях (Wink, 1993; Mol et al., 1998) и клеточной оболочке (Karabourniotis et al., 1998; Markham et al., 2000). Локализация нафтохинонов в апопласте и вероятная роль органелл в их синтезе у представителей 4 родов сем. *Droseraceae* обсуждались в наших предыдущих работах (Муравник, Иванова, 2002, 2003). Было установлено, что секреторные клетки железок различаются по составу вакуолярного содержимого и механизму образования вакуолей у исследованных видов растений. В цитоплазме у *Drosophyllum lusitanicum* и *Drosera rotundifolia* в отличие от *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa*, наряду с гранулярным эндоплазматическим ретикулумом имеются агранулярные трубочки, а вокруг оболочек лейкопластов формируются ретикулярные футляры. Высказывалось предположение, что такая особенность ультраструктуры у *D. lusitanicum* и *D. rotundifolia* связана с синтезом нафтохинонов.

Состав нафтохинонов является таксоноспецифическим признаком, на основании которого была разработана хемосистематика сем. *Droseraceae* и рода *Drosera* в том числе (Culham, Gornall, 1994). Чаще других соединений и в заметно большем количестве встречаются плюмбагин и 7-метилюглон (Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1974). Наличие плюмбагина было продемонстрировано у *Drosophyllum* (Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1971, 1974), *Drosera* (Durand, Zenk, 1971), *Dionaea* и *Aldrovanda* (Culham, Gornall, 1994), а 7-метилюглона — только у *Drosophyllum* и *Drosera* (Durand, Zenk, 1976; Thomson, 1987; Budzianowski, 1995). В составе рода *Drosera* имеется ряд секций, в которых обнаруживаются оба нафтохинона (они относятся к подродам *Drosera* и *Regiae*); есть секции, где плюмбагин является доминирующим, а 7-метилюглон — редким компонентом (подрод *Ergaleium*); в секциях *Lamprolepis* и *Lasiocephala* (данные получены для *Drosera petiolaris*) из подрода *Drosera* нафтохиноны вообще не выявляются (Culham, Gornall, 1994).

На основании вышеизложенного возникают вопросы об участии внутриклеточных структур в синтезе и накоплении нафтохинонов, о путях транспорта токсичных фенольных соединений в цитоплазме, о связи между биохимическим разнообразием пигментов и ультраструктурой клеток, ответственных за их синтез. Виды рода *Drosera*, различающиеся по составу нафтохинонов, представляют собой удачную модельную систему для решения некоторых из этих вопросов. В современной литературе отсутствуют какие-либо точные сведения о локализации синтеза нафтохинонов в клетке и роли отдельных органелл в этом процессе. В связи с этим в работе была поставлена задача поиска ультраструктурных признаков в клетках листовых железок у растений рода *Drosera*, которые коррелировали бы с синтезом и накоплением нафтохинонов.

Существует точка зрения, что в синтезе целого ряда фенольных соединений основную роль играют пластиды (Запрометов, 1993). Вместе с тем активность некоторых ферментов шикиматного пути синтеза этих веществ обнаруживается и в цитозоле (см. обзор Пасешниченко, 1995). Известен фермент геранилтрансфераза, выделенный из *Lithospermum erythrorhiza*, катализирующий образование хинона шиконина, который присутствует в микросомальной фракции клеток корня. Поскольку особенностям строения пластид в железистых волосках *Drosera* посвящена более ранняя публикация (Муравник, Иванова, 2004), в настоящем исследовании внимание было обращено прежде всего на эндоплазматический ретикулум, а также на другие структуры цитоплазмы.

Методика

В работе изучались железистые волоски листьев 25 видов плотоядных растений *Drosera*, принадлежащих к 3 подродам и 9 секциям. Большинство видов росянок (23) было выращено из семян или почек в оранжереях Ботанического института РАН (С.-Петербург), *D. anglica* и *D. rotundifolia* собраны в Ленинградской обл. Детальное описание материала и метода его фиксации приводится в предшествующей публикации (Муравник, Иванова, 2004).

Размеры головок железистых волосков определяли на фотографиях фиксированного материала, отснятого с использованием бинокулярной лупы МБС-1 (ЛОМО, Россия) при увеличении ×22. Для ультраструктурной характеристики клеток препараты фотографировали с использованием электронного микроскопа Hitachi-600 (Hitachi, Япония) при увеличениях ×25 000—30 000. Линейные размеры

и площади внутриклеточных структур подсчитывали с помощью компьютерной программы анализа изображений ImageTool.

Число измерений для каждого вида — 15—30, средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического рассчитывали для 5%-го уровня значимости. Коэффициент корреляции определяли между двумя множествами данных: массив 1 — показатели степени развития АЭР, «+» и «++», выраженные количественно; массив 2 — значения объема липидных капель у всех изученных видов.

Результаты

Морфология и анатомия железистых волосков

У большинства исследованных видов *Drosera* головка железистых волосков, иначе называемых щупальцами, приуроченных к краю листовой пластинки, крупнее, чем у тех, которые находятся в центре, а их ножка более длинная. Средние размеры головки волосков приведены в таблице.

В состав головки (см. рисунок) входят два наружных слоя клеток, которые являются секреторными, под ними располагаются барьерные клетки, внутреннюю часть занимают трахеиды и сосуды со спиральными или кольчатыми утолщениями, связывающие железки с проводящей системой листа. В ножке железистых волосков между эпидермальными клетками и сосудами находятся клетки паренхимы.

Форма наружных секреторных клеток зависит от их локализации в железке: на вершине головки она цилиндрическая, по бокам — близка к изодиаметрической. Клетки второго слоя в апикальной части головки обычно округлые, тогда как по направлению к ножке они становятся все более вытянутыми в продольном направлении.

Железистые волоски молодых листьев, как правило, не имеют окраски, однако по мере созревания у 19 из 25 изученных видов происходит покраснение головки, при этом у краевых волосков даже ножки становятся красными. Остальные исследованные виды характеризуются меньшей степенью пигментации, у них головка волосков сохраняет розовый цвет (см. таблицу).

В материале, фиксированном для электронной микроскопии, содержание вакуолей секреторных клеток характеризуется разной степенью осмиофилии и зависит от положения клеток в волоске. Так, у верхушечных клеток волоска вакуоли всегда прозрачные (табл. I, *а*),

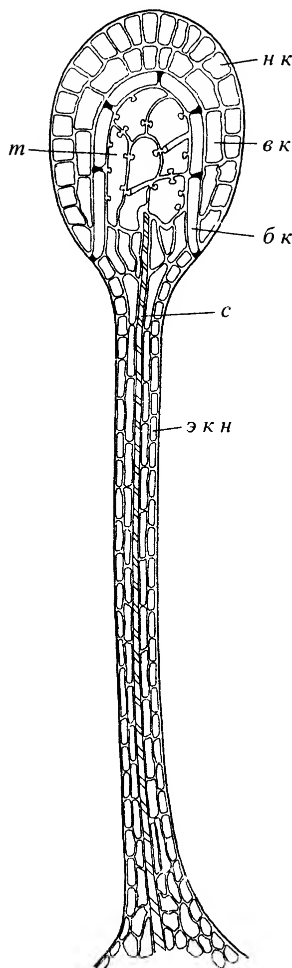


Схема продольного среза железистого волоска *Drosera*.

б к — барьерная клетка, *в к* — внутренняя секреторная клетка, *н к* — наружная секреторная клетка, *с* — сосуд, *т* — трахеида, *э к н* — эпидермальная клетка ножки.

на боковой поверхности в вакуолях появляется осмиофильный осадок различного размера и локализации (табл. I, *б*, *в*). У 9 видов в латеральных клетках вакуоли остаются светлыми (табл. I, *г*), иногда они содержат хлопьевидные или нитевидные включения. Характеристика содержимого вакуолей в латеральных секреторных клетках головок приводится в таблице.

В молодых волосках у видов с красными головками осадок представляет собой мелкие (0.1 μм) глобулы, лежащие на тонопласте. В зрелых волосках размер включений увеличивается, они образуют крупные (2—3 μм) глобулы или покрывают толстым (1 μм) слоем вакуолярную мембрану.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) представлен цистерноидной и трубчатой формами (см. таблицу). В секреторных клетках на вершине головки волосков, как правило, присутствует только гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР), иногда он даже агрегирован в стопки из нескольких цистерн или концентрические окружности (табл. II, *а*, *б*). В клетках, образующих боковую поверхность волосков, появляются агранулярные трубочки (табл. II, *г*, *д*), цистерны ГЭР здесь бывают одиночными (табл. II, *в*).

Активность аппарата Гольджи также зависит от локализации секреторной клетки в головке железки. В палисадных клетках диктиосомы, отчленяющие крупные пузырьки с фибриллярным секретом, являются основной органеллой цитоплазмы (табл. III, *а*), происходит экзоцитоз содержимого пузырьков за плазмалемму, а также в полость вакуолей. В клетках, покрывающих боковую поверхность головки, активность аппарата Гольджи значительно ниже (табл. III, *г*), пузырьки с фибриллами образуются редко.

Разнообразию строения пластид в железистых волосках *Drosera* посвящена наша предыдущая публикация (Муравник, Иванова, 2004), поэтому здесь мы не будем на нем останавливаться. Пероксисомы выявляются в цитоплазме почти всех изученных видов росянок (см. таблицу). Они характеризуются округлой или слегка вытянутой формой, имеют обычно светлый матрикс (табл. III, *б*, *в*). В цитозоле большинства (19 из 25) исследованных видов есть липидные капли (см. таблицу), чаще всего они бывают мелкими (0.01 мкм^3), встречаются с различной частотой. Обнаружена корреляция между степенью развития АЭР и размерами липидных капель, коэффициент корреляции составляет 0.69. В железках многих видов отмечаются мультивезикулярные тельца (табл. III, *г*, *д*). Митохондрии многочисленные, иногда имеют конденсированный матрикс и разбухшие кристы. Для всех изученных растений характерны контакты митохондрий с лейкопластами (табл. IV).

Особенности ультраструктуры секреторных клеток железистых волосков у представителей разных таксонов

Подрод *Drosera* L.

К секции *Arachnopus* Planch. относятся исследованные виды растений *D. indica* и *D. adelae* с интенсивно или слабо окрашенными крупными головками железистых волосков (см. таблицу). В вакуолях у *D. indica* осадок отсутствует, у *D. adelae* обнаруживаются осмиофильные включения. В цитоплазме у обоих изученных видов ЭР представлен одиночными гранулярными цистернами, агранулярные трубочки выявляются редко, практически нет липидных капель, у *D. indica* изредка встречаются пероксисомы. У обоих видов имеются мультивезикулярные тельца.

Размеры, цвет головки железистых волосков и особенности ультраструктуры

Подрод	Секция	Вид	Размеры головки, мкм		Цвет головки
			длина	ширина	
Drosera	*Arachnopus*	*D. indica* L.	0.13 ± 0.01	0.06 ± 0.01	Бледно-розовый
		D. adelae F. Muell.	0.15 ± 0.01	0.06 ± 0.00	Красный
	Drosera	*D. aliciae* R. Hamet	0.20 ± 0.01	0.09 ± 0.01	»
		D. anglica Huds.	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.01	»
		D. burkeana Planch.	0.17 ± 0.01	0.07 ± 0.01	Розово-красный
		D. capensis L.	0.14 ± 0.01	0.07 ± 0.01	Красный
		D. capillaris Poir.	0.15 ± 0.02	0.07 ± 0.01	»
		D. cuneifolia L. f.	0.18 ± 0.02	0.10 ± 0.00	»
		D. hilaris Cham. et Schlechtd.	0.14 ± 0.01	0.06 ± 0.01	»
		D. natalensis Diels	0.08 ± 0.04	0.03 ± 0.00	»
		D. rotundifolia L.	0.17 ± 0.01	0.09 ± 0.01	»
	Lasiocephala	*D. dilatatopetiolaris* Kondo	0.12 ± 0.01	0.06 ± 0.01	Розово-красный
		D. lanata Kondo	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00	Розовый
		D. neocaledonica R. Hamet.	0.05 ± 0.00	0.03 ± 0.00	Розово-красный
	Thelocalyx	*D. burmannii* Vahl	0.14 ± 0.01	0.07 ± 0.01	Розовый
	Phycopsis	*D. binata* Labill.	0.16 ± 0.01	0.10 ± 0.01	Красный
	Lamprolepis	*D. nitidula* Planch.	0.09 ± 0.01	0.04 ± 0.01	»
		D. oreopodion N. Marchant et Lowrie	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.00	»
		D. paleacea DC.	0.02 ± 0.00	0.01 ± 0.00	Розовый
	Stelogyne	*D. hamiltonii* C. R. P. Andrews	0.13 ± 0.01	0.06 ± 0.01	»
Ergaleium	*Ergaleium*	*D. auriculata* Backh. ex Planch.	0.05 ± 0.00	0.03 ± 0.00	Розово-красный
		D. menziesii R. Br. ex DC.	0.07 ± 0.00	0.05 ± 0.00	Красный
		D. peltata Thunb.	0.06 ± 0.00	0.03 ± 0.00	Розово-красный
	Erythrorhiza	*D. macrophylla* Lindl.	0.09 ± 0.00	0.07 ± 0.00	Розовый
Regiae		*D. regia* Stephens	0.10 ± 0.00	0.05 ± 0.00	Красный

Примечание. Состав нафтохинонов приводится по: [1] — Bendz, Lindberg, 1968; [2] — Zenk et al., 1969; хиноны отсутствуют; «+» — слабое развитие АЭР; «++» — сильное развитие АЭР; 7-М — 7-метилюглон, П —

В секции *Drosera* L. почти у всех видов растений железистые волоски имеют крупную головку (см. таблицу), лишь у *D. natalensis* она отличается меньшим размером. Зрелые железки ярко окрашены. В вакуолях формируются в основном крупные включения, у *D. aliciae*, *D. burkeana* и *D. natalensis* они имеют средние размеры. У большинства видов (6 из 9) ГЭР образует стопки цистерн (табл. II, *а*), но присутствуют и одиночные элементы (табл. II, *в*). АЭР хорошо выявляется у *D. anglica*, *D. capensis*, *D. natalensis* и *D. rotundifolia*. В цитоплазме есть мелкие липидные капли (табл. III, *в*) и пероксисомы (табл. III, *б*, *в*), у *D. burkeana* и *D. hilaris* пероксисомы более крупные, чем у других видов (см. таблицу). В клетках *D. anglica*, *D. capensis*, *D. cuneifolia* и *D. natalensis* обнаруживаются мультивезикулярные тельца, которые иногда сливаются с вакуолями.

секреторных клеток у растений видов *Drosera*

Осадок в вакуолях	Ретикулум		Объем липидной капли, мкм	Объем пероксисомы, мкм	Состав нафтохинонов
	ГЭР	АЭР			
Отсутствует	Цистерны	+	0.006	0.045	7-М[4] + П[2]
Крупные отложения, с просветами	»	+	Отсутствует	Отсутствует	7-М[4]
Средние глобулы	Стопки	+	0.006	0.004	7-М[3, 4]
Крупные отложения, с просветами	Цистерны	++	0.021	0.016	7-М[1] + П[1]
Средние глобулы	Стопки	+	0.006	0.055	7-М[2, 3, 4]
Крупные глобулы	Цистерны	++	0.014	0.039	7-М[2, 3, 4]
То же	Стопки	+	0.014	0.020	П[2, 3]
» »	»	+	0.013	0.037	7-М[2, 4]
» »	»	+	0.007	0.049	7-М[4]
Средние и мелкие глобулы	Цистерны	++	0.024	0.011	0[4]
Крупные глобулы	Стопки	++	0.016	0.037	7М[4] + П[3, 4]
Отсутствует	Цистерны	+	0.009	0.019	н/о
Средние глобулы	»	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	н/о
Крупные глобулы	»	+	0.010	0.013	н/о
То же	Стопки	+	0.019	0.015	7-М[4]
Хлопья	»	++	0.016	0.026	П[2, 3, 4]
Средние глобулы	»	+	0.016	0.029	0[4]
Отсутствует	Цистерны	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	0[4]
Диффузный	»	»	0.003	0.063	0[4]
Крупные глобулы, хлопья	Стопки	+	0.009	0.010	7-М[4]
Мелкие глобулы	Цистерны	+	0.013	0.005	7-М[4] + П[2, 3, 4]
То же	»	+	0.014	0.070	0[4]
Хлопья	Стопки	Отсутствует	Отсутствует	0.016	П[4]
Диффузный	Цистерны	++	0.024	0.013	П[4]
Крупные глобулы	»	++	0.013	0.019	7-М[4] + П[4]

[3] — Durand, Zenk, 1974; [4] — Culham, Gornall, 1994; н/о — содержание нафтохинонов не определялось; 0 — нафтоплюмбагин.

Головка у железистых волосков видов секции *Lasiocephala* Planch. мелкая, окрашена в розовый цвет (см. таблицу). Вакуолярный осадок состоит из глобул разного размера или отсутствует. ЭР представлен цистерноидной (табл. II, *г*) и трубчатой формами, степень развития последней незначительна. В цитоплазме бывают мелкие пероксисомы, липидные капли почти не выявляются. У *D. dilatatopetiolaris* наблюдаются картины слияния мультивезикулярных телец с вакуолями.

Растения *D. burmannii*, относящиеся к секции *Thelocalyx* Planch., имеют довольно крупные розовые железистые волоски (см. таблицу). В вакуолях секреторных клеток присутствуют большие глобулы осмиофильного осадка. ГЭР может образовывать стопки цистерн. Агранулярные элементы немногочисленны. В цитоплазме обнаруживаются пероксисомы, липидные капли и мультивезикулярные тельца.

К секции *Phycopsis* Planch. относится *D. binata* с большой головкой у железистых волосков, имеющей красный цвет (см. таблицу). В вакуолях выявляется рыхлый хлопьевидный осадок (табл. I, *б*). Цистерны ЭР упакованы в стопки (табл. II, *б*), часто встречаются агранулярные элементы. В цитоплазме имеются мультивезикулярные тельца, пероксисомы и множество липидных капель.

У растений из секции *Lamprolepis* Planch. головка у железистых волосков мелкая, красного цвета, за исключением *D. paleacea* (см. таблицу). В вакуолях секреторных клеток осадок в виде мелких глобул распределен диффузно или вообще отсутствует. Цистерны ЭР немногочисленные, трубочки АЭР не выявляются. В клетках *D. oreopodion* липидных капель и пероксисом практически нет, у *D. paleacea* пероксисомы крупные, встречаются часто, имеются мультивезикулярные тельца (табл. III, *г*).

У *D. hamiltonii* из секции *Stelogyne* Diels головка железистых волосков крупная, окрашена в розовый цвет (см. таблицу). В вакуолях встречается хлопьевидный или глобулярный осадок. ЭР представлен гранулярной формой, при этом цистерны могут упаковываться в виде стопок. В цитоплазме обнаруживаются мелкие пероксисомы и липидные капли, а также мультивезикулярные тельца (табл. III, *д*).

Подрод *Ergaleium* DC.

В секции *Ergaleium* DC. растения характеризуются мелкими листьями, на которых образуются мелкие железистые волоски (см. таблицу). Они окрашены как в красный, так и в розовый цвет. Осадок в вакуолях откладывается на тонопласте в виде отдельных глыбок или напоминает рыхлые хлопья. ГЭР может упаковываться в стопки, агранулярные элементы встречаются редко. Липидные капли небольшие и редкие, пероксисомы бывают как крупные, так и мелкие. Необычную форму имеют митохондрии *D. menziesii*: от их округлого тела отходят длинные узкие отростки, полностью лишенные крист (табл. IV, *г*).

D. macrophylla, относящаяся к секции *Erythrorhiza* Planch., характеризуется среднего размера головкой железистых волосков розового цвета (см. таблицу). Осадок диффузно распределяется в полости вакуолей. ЭР хорошо развит, в клетках присутствуют гранулярные и агранулярные элементы. Митохондрии выглядят так же, как и в волосках *D. menziesii* (табл. IV, *д*). В цитоплазме имеются многочисленные мелкие липидные капли и довольно редкие пероксисомы.

Подрод *Regiae* Seine et Barthlott

У *D. regia* головка железистых волосков красного цвета (см. таблицу). В вакуолях имеются осмиофильные глобулы. ЭР образует цистерны и трубочки (табл. II, *д*). В цитоплазме иногда встречаются мелкие липидные капли и пероксисомы.

Обсуждение

Головка железистых волосков насекомоядных растений рода *Drosera* характеризуется различными оттенками красного цвета, что является одним из приспособлений для привлечения насекомых. У 6 из 25 изученных нами видов она была окрашена не так интенсивно, как у всех остальных. У представителей сем. *Drose-*

raceae пигментация железок обусловлена флавоноидами (Di Gregorio, Di Palma, 1966; Bendz, Lindberg, 1968; Juniper et al., 1989) и нафтохинонами (Russell, 1959; Zenk et al., 1969; Durand, Zenk, 1974; Culham, Gornall, 1994). К флавоноидам относятся растворимые в воде антоцианидины, флавоны и флавонолы, к нафтохинонам принадлежат слабо растворимые соединения 7-метилюглон и плюмбагин (Борзов и др., 1958).

Степень пигментации головок волосков *Drosera* связана со стадией развития: в молодом состоянии они выглядят бесцветными, но затем, по мере созревания, приобретают яркую окраску. Незрелые железки *Dionaea muscipula* и *Drosophyllum lusitanicum* также бывают неокрашенными, но с возрастом постепенно краснеют (Juniper et al., 1989).

Известно, что пигментация железистых волосков у разных растений зависит от интенсивности освещения (Juniper et al., 1989; Adamec, 1999; Tattini et al., 2000). В нашей работе растения разных видов, за исключением *D. anglica* и *D. rotundifolia*, выращивались в оранжерее и находились в относительно выровненных условиях. Таким образом, разнообразие оттенков красного цвета в щупальцах изученных видов *Drosera* определялось таксоноспецифическим различием состава синтезируемых пигментов.

При сопоставлении ультраструктурной картины с биохимическими данными о наличии нафтохинонов (Culham, Gornall, 1994) выяснилось, что у 9 видов росянок, не синтезирующих пигменты либо синтезирующих только плюмбагин, вакуоли зрелых листьев оказались почти прозрачными. У большинства исследованных видов в вакуолях находился крупный осмиофильный осадок. Известно, что осмиофильный материал в вакуолях представляет собой фенольные соединения, содержащие дигидрокси-группы (Nielson, Griffith, 1978). Так как в молекуле плюмбагина и 7-метилюглона при определенных условиях появляются 2 или даже 3 гидроксильные группы, можно заключить, что у большинства видов росянок в вакуолях накапливаются нафтохиноны, а у видов с диффузным осадком этих пигментов, по-видимому, очень мало. Таким образом, одним из ультраструктурных признаков, на основании которого можно сделать заключение о наличии в клетках нафтохинонов, является отложение в вакуолях глобулярного осадка.

Прежде чем перейти к анализу ультраструктуры цитоплазмы клеток волосков у видов *Drosera*, следует остановиться на некоторых особенностях синтеза хиноидных пигментов, к которым относятся нафтохиноны. В последовательности этапов и локализации процессов образования фенолов имеются общие черты с теми, которые известны для терпеноидов (Пасешниченко, 1995). Так, например, универсальным предшественником флавоноидов, некоторых нафтохинонов, антрахинонов и всех терпеноидов является ацетил-КоА. В литературе приводятся многочисленные данные о причастности к синтезу и модификации терпеноидов пластид и эндоплазматического ретикулума (Васильев, 1977; Fahn, 1979; Bosabalidis, Tsekos, 1982a; Gleizes et al., 1983; Cheniclet, Carde, 1985; Колалите, 2001), а также единичные свидетельства корреляции между наличием этих органелл и синтезом флавоноидов (Valkama et al., 2003). На этом основании мы проводили сопоставление ультраструктуры клеток железистых волосков, предположительно связанных с выработкой нафтохинонов, с ультраструктурой железок, смоляных ходов и вместилищ, синтезирующих эфирные масла, смолы и другие терпены или флавоноиды.

Ранее (Муравник, 2000) при изучении динамики состояния ГЭР в клетках железистых волосков *D. anglica* и *D. rotundifolia* в зависимости от стимуляции было показано, что характерная для секреторных клеток агрегация цистерн в виде стопок свойственна нестимулированным железкам. После химической стимуляции стоп-

ки разбираются на отдельные элементы так же, как это происходит в пищеварительных железках *Aldrovanda vesiculosa* (Муравник и др., 1995). Поскольку параллельно с пространственной реорганизацией ГЭР прекращалась секреция крупных пузырьков Гольджи и появлялось большое число окаймленных пузырьков, эти изменения объяснялись переходом клеток к интенсивному синтезу гидролитических ферментов (Муравник, 2000). Таким образом, различная пространственная конфигурация цистерн ГЭР, обнаруженная у всех изученных видов *Drosera*, имеет отношение к пищеварительной функции железистых волосков и никак не связана с синтезом хиноидных пигментов.

По нашим данным, трубочки АЭР приурочены преимущественно к клеткам латеральной поверхности головки железистых волосков, именно там в вакуолях появляется осмиофильный осадок. Обилие трубчатых элементов у видов росянок из секций *Ergaleium*, *Phycopsis*, подрода *Regiae* или у половины исследованных видов секции *Drosera* напоминает картины, характерные для терпеноидогенных структур растений (Васильев, 1977; Fahn, 1979; Duke, Paul, 1993; Ascensão, Pais, 1998; Kolalite, 1998). А. Е. Васильев (1977) считает, что именно АЭР играет основную роль в биосинтезе секреторных терпеноидов. Имеются свидетельства, подчеркивающие ведущую роль ЭР и в синтезе таннинов (Rao, 1988), а также в образовании содержащих таннины вакуолей (Parham, Kaustinen, 1977). На этом основании мы предположили, что формирование АЭР в секреторных клетках железистых волосков *Drosera* связано с участием этой органеллы в синтезе и транспорте обнаруженных в растениях нафтохинонов. Поскольку степень развития элементов АЭР, как правило, невелика, это может объясняться незначительным количеством синтезируемых веществ. Данные, представленные в сводке A. Culham и R. Gornall (1994), указывают лишь на наличие или отсутствие плюмбагина и 7-метилюглона, количественное же содержание пигментов приводится только в единичных оригинальных работах (Durand, Zenk, 1974, 1976; Budzianowski, 1995).

Мы обнаружили положительную корреляцию между степенью развития агранулярного ЭР и объемом липидных капель. Такая же связь отмечалась для многих терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977; Ascensão, Pais, 1998) и для клеток, синтезирующих флавоноиды (Valkama et al., 2003). Неясно, с чем связана роль липидов в метаболизме секреторных клеток волосков *Drosera*. Поскольку изредка выявляются картины взаимодействия липидных капель с митохондриями, можно предположить, что липиды являются субстратами окисления в дыхательном процессе.

Подобно тому, что наблюдается в терпеноидогенных структурах, в железистых волосках растений из секции *Drosera* лейкопласты могут формировать протяженные контакты с элементами ГЭР (Муравник, Иванова, 2004). Было высказано предположение об участии комплексов лейкопластов с ЭР в синтезе и транспорте хиноидных пигментов нафтохинонов. По мнению некоторых авторов, взаимодействие ретикулярных элементов с оболочками лейкопластов объясняется транспортом растворимых веществ внутрь пластид или из них в случае, когда транспортируемые соединения токсичны для цитозоля, а также тем, что сами ретикулярные цистерны являются местами синтеза каких-то веществ, необходимых для функционирования пластид (Bosabalidis, Tsekos, 1982b).

Нельзя не обратить внимание на обязательное взаимодействие лейкопластов с митохондриями в клетках волосков росянок. Совершенно необычно выглядят митохондрии в железках *D. menziesii* и *D. macrophylla*, у которых образование очень тонких выростов без крист, видимо, приводит к тому, что основная масса ферментативных комплексов органелл сосредоточивается в их оболочке. Такое же строение имеют митохондрии в развивающихся микроспорах нескольких видов ро-

да *Nymphaea* (Габараева, 1997). В отличие от автора, который предполагает, что бокаловидные митохондрии у *Nymphaea* являются местами локального гидролиза цитоплазмы, мы не считаем, что лизис цитоплазмы происходит и в клетках железистых волосков *Drosera*, так как не обнаружили у росянок указывающих на него картин. Роль митохондрий в клетках *Drosera* может быть связана с синтезом нафтохинонов как непосредственно, так и косвенно (путем обеспечения энергией этого процесса). По мнению разных авторов (Васильев, 1977; Duke, Paul, 1993), в терпеноидогенных клетках в межмембранном пространстве митохондрий отмечается присутствие темных глобул, которые идентифицируются ими как терпены. Есть указания на митохондрии и как на энергетический источник в ходе синтеза и секреции ароматических терпеноидов (Stern et al., 1987).

Нам не удалось установить никакой взаимосвязи между составом нафтохинонов и характером распределения пероксисом, а также их размерами. Вопросы энзимологии биосинтеза и катаболизма нафтохинонов в литературе остаются пока открытыми, в отличие от антоцианинов, для которых установлены как последовательность функционирования ферментов (Mol et al., 1998), так и цитологические свидетельства их локализации (Nagy et al., 2000).

Если предположить, что хиноидные пигменты синтезируются в пластидах и эндоплазматическом ретикулуме, то возникает вопрос о возможных путях их поступления к местам аккумуляции в вакуолях. Ранее (Муравник, 2000) у *D. anglica* и *D. rotundifolia* уже отмечались картины слияния с вакуолями пузырьков Гольджи, таким путем откладываются вакуолярные полисахариды. В железках росянок существует также иной механизм увеличения числа вакуолей, который выражается в расширениях самих ретикулярных элементов, что приводит к образованию провакуолей (Муравник, 2000). В дополнение к описанным ранее механизмам в настоящей работе были обнаружены сливающиеся с вакуолями мультивезикулярные тельца. Формирование мультивезикулярных телец характерно для железок, синтезирующих терпены (Ascensão, Pais, 1998) и флавоноиды (Valkama et al., 2003), для тканей, секретирующих кислые гидролазы (Robinson, Hinz, 1997). D. G. Robinson и G. Hinz считают, что мультивезикулярные тельца оказываются промежуточным звеном на пути транспорта содержимого пузырьков Гольджи или ЭР перед окончательным депонированием секретируемых веществ в вакуолях.

В заключение следует сказать, что в настоящей работе впервые обнаружена корреляция между комплексом ультраструктурных признаков, характерных для секреторных клеток железистых волосков, с одной стороны, и синтезом в них нафтохинонов, с другой. Ультраструктурные особенности клеток, включающие наличие трубчатых элементов АЭР, присутствие лейкопластов с ретикулярными футлярами, а также их взаимодействие с митохондриями оказываются специфичными не только для секреторных образований, синтезирующих терпеноиды (Васильев, 1977; Bosabalidis, Tsekos, 1982a, b; Ascensão, Pais, 1998), но и для клеток, ответственных за синтез другого класса веществ — фенольных соединений. Накопление токсичных для цитозоля нафтохинонов происходит в апоплазме (вакуолях и клеточной оболочке), куда метаболиты, по-видимому, поступают либо непосредственно из ЭР, либо через промежуточное звено, мультивезикулярные тельца.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзов М. В., Айзенберг Л. Н., Межевалова А. Г. Юглон и его применение в медицине и ветеринарии. Кишинев, 1958. 114 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Габараева Н. И. Адаптивное значение особенностей ультраструктуры развивающихся микроспор *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 1—9.

Запрометов М. Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.

Колалите М. Р. Ультраструктура смоляных ходов некоторых видов сем. *Araliaceae* // Раст. ресурсы. 2001. Вып. 4. С. 56—62.

Муравник Л. Е. Влияние стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков некоторых представителей рода *Drosera* // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Потапова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных желе?ок *Aldrovanda vesiculosa* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42. С. 5—13.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Сравнительная характеристика пластид железистых волосков представителей рода *Drosera* (*Droseraceae*) в связи с синтезом нафтохинонов // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 543—557.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 59—68.

Пасешниченко В. А. Регуляция терпеноидного биосинтеза в растениях и его связь с биосинтезом фенольных соединений // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 5. С. 787—804.

Adamec L. The biology and cultivation of red Australian *Aldrovanda vesiculosa* // Carnivorous Plant Newsletter. 1999. Vol. 28. N 4. P. 128—132.

Ascensão L., Pais M. S. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 2. P. 263—271.

Bendz G., Lindberg G. Naphthoquinones and anthocyanins from two *Drosera* species // Acta Chem. Scand. 1968. Vol. 22. N 8. P. 2722—2723.

Bosabalidis A. M., Tsekos I. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. // Planta. 1982a. Vol. 156. N 6. P. 496—504.

Bosabalidis A. M., Tsekos I. Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. II. Development of the essential oil-accumulating central space of the gland and process of active secretion // Protoplasma. 1982b. Vol. 112. P. 63—70.

Budzianowski J. Naphthoquinones of *Drosera spathulata* from *in vitro* cultures // Phytochemistry. 1995. Vol. 40. N 4. P. 1145—1148.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Culham A., Gornall R. J. The taxonomic significance of naphthoquinones in the *Droseraceae* // Biochem. Sys. Ecol. 1994. Vol. 22. N 5. P. 507—515.

Di Gregorio G. J., Di Palma J. R. Anthocyanin in *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap) // Nature. 1966. Vol. 212. N 5067. P. 1264—1265.

Duke S. O., Paul R.N. Development and fine structure of the glandular trichomes of *Artemisia annua* L. // Int. J. Plant Sci. 1993. Vol. 154. P. 107—118.

Durand R., Zenk M. H. Biosynthesis of plumbagin (5-hydroxy-2-methyl-1, 4-naphthoquinone) via the acetate pathway in higher plants // Tetrah. Lett. 1971. Vol. 2. P. 3009—3012.

Durand R., Zenk M. H. The homogenisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochemistry. 1974. Vol. 13. N 8. P. 1483—1492.

Durand R., Zenk M. H. The biosynthesis of the naphthoquinone 7-D methyljuglone // Biochem. Physiol. Pflanz. 1976. Vol. 169. P. 213—217.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London, 1979. 302 p.

Gleizes M., Pauly G., Carde J.-P. et al. Monoterpene hydrocarbon biosynthesis by isolated leucoplasts of *Citrofortunella mitis* // Planta. 1983. Vol. 159. P. 373—381.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Karabourniotis G., Kofidis G., Fasseas C. et al. Polyphenol deposition in leaf hairs of *Olea europaea* (*Oleaceae*) and *Quercus ilex* (*Fagaceae*) // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 7. P. 1007—1012.

Kolalite M. R. Comparative analysis of ultrastructure of glandular trichomes in two *Nepeta cataria* chemotypes (*N. cataria* and *N. cataria* var. *citriodora*) // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 5. P. 589—598.

Markham K. R., Ryan K. G., Gould K. S., Rickards G. K. Cell wall sited flavonoids in *Lisianthus* flower petals // Phytochemistry. 2000. Vol. 54. N 7. P. 681—687.

Mol J., Grotewold E., Koes R. How genes paint flowers and seeds // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. N 6. P. 212—217.

Nagy N. E., Franceschi V. R., Solheim H. et al. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): anatomy and cytochemical traits // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 78. N 3. P. 302—313.

Nielson A. J., Griffith W. P. Tissue fixation and staining with osmium tetroxide: the role of phenolic compounds // J. Histochem. Cytochem. 1978. Vol. 26. N 2. P. 138—140.

Parham R. A., Kaustinen H. M. On the site of tannin synthesis in plant cells // Bot. Gaz. 1977. Vol. 138. N 4. P. 465—467.

Rao K. S. Fine structural details of tannin accumulations in non-dividing cambial cells // Ann. Bot. 1988. Vol. 62. N 6. P. 575—581.

Robinson D. G., Hinz G. Vacuole biogenesis and protein transport to the plant vacuole — a comparison with the yeast vacuole and the mammalian lysosome // Protoplasma. 1997. Vol. 197. P. 1—25.

Russell M. C. Colouring matters from the western Australian sundews. II. The release of free pigments // West. Austral. Nat. 1959. Vol. 7. P. 30—34.

Stern W. L., Curry K. J., Pridgeon A. M. Osmophores of *Stanhopea* (*Orchidaceae*) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 9. P. 1323—1331.

Thomson R. H. Naturally occurring quinones. London, 1987.

Tattini M., Gravano E., Pinelli P. et al. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation // New Phytol. 2000. Vol. 148. N 1. P 69—77.

Valkama E., Salminen J.-P., Koricheva J., Pihlaja K. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish birch species // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. N 6. P. 643—655.

Wink M. The plant vacuole: a multifunctional compartment // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44 (Suppl.). P. 231—246.

Zenk M. H., Furbringer M., Steglich W. Occurrence and distribution of 7-methyljuglone and plumbagin in the *Droseraceae* // Phytochem. 1969. Vol. 8. N 11. P. 2199—2200.

SUMMARY

The ultrastructure of tentacle secretory cells (glands) of leaves was studied in 25 carnivorous *Drosera* species (subgenera *Drosera*, *Ergaleium*, *Regiae*) in the context of the supposed ability of the glands to synthesize naphthoquinones. A correlation between naphthoquinone accumulation and the structure of vacuole inclusions was revealed for the first time. Smooth endoplasmic reticulum (SER) rather large leucoplasts with short reticular sheaths, and well-developed mitochondria were found in the cytoplasm of the gland secretory cells, which synthesize 7-methyljuglon and plumbagin. In *Drosera* species, which do not produce naphthoquinones, SER is less developed, leucoplasts are smaller, reticular sheaths are lacking. It was concluded that leucoplasts, SER and mitochondria take part in the naphthoquinone synthesis and subsequent accumulation of these substances in vacuoles. A correlation exists between the extent of SER development and the amount of lipids in the cytoplasm.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33(471)

© Н. А. Константинова,[1] В. А. Бакалин,[1] А. Д. Потемкин[2]

CEPHALOZIA PACHYCAULIS (*HEPATICAE, CEPHALOZIACEAE*) — МАЛОИЗВЕСТНЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

N. A. KONSTANTINOVA, V. A. BAKALIN, A. D. POTEMKIN. *CEPHALOZIA PACHYCAULIS* (*HEPATICAE, CEPHALOZIACEAE*), A LITTLE KNOWN SPECIES IN THE FLORA OF RUSSIA

[1] Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Кировск-6, Мурманской области
E-mail: nadya_k@aprec.ru, v_bak@aprec.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 30.04.2004

В Южной Сибири (хр. Хамар-Дабан, Южное Прибайкалье) и на Камчатке найден печеночник *Cephalozia pachycaulis* R. M. Schust., недавно описанный с Южной Аляски. Приводятся детальное описание вида и отличия от близкородственных таксонов, обсуждаются его экология и географическое распространение.
Ключевые слова: печеночники, *Cephalozia*, Россия, Южное Прибайкалье, Камчатка.

В 1992 г. R. M. Schuster, собирая печеночники на Южной Аляске совместно с Н. А. Константиновой, выявил необычную *Cephalozia* , которую описал как новый для науки вид — *C. pachycaulis* R. M. Schust. (Schuster, 1993). В 2001 г. вид обнаружен Н. А. Константиновой на северном макросклоне хр. Хамар-Дабан (Константинова, 2003). В дальнейшем при определении коллекций, собранных В. А. Бакалиным на Камчатке, обнаружены еще 3 образца этого вида. В 2003 г. *C. pachycaulis* собрана в большом количестве для издания эксикат на северной Камчатке (Bakalin, 2003). В ходе подготовки статьи первыми двумя авторами выяснилось, что А. Д. Потемкин обратил внимание на необычные растения *Cephalozia*, напоминающие *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. с Камчатки, предоставленные ему О. А. Чернягиной в 1990 г. Из-за небольшого объема коллекции и отсутствия растений с периантиями материал был отложен для дальнейшего исследования. После публикации описания вида (Schuster, 1993) Потемкин определил этот материал как *C. pachycaulis*, но опубликовал находку только в 2003 г. (Потемкин, 2003). Таким образом, этот недавно описанный вид привлек внимание всех авторов данной статьи.

Cephalozia pachycaulis — хорошо обособленный вид, важнейшими диагностическими признаками которого являются: длинные, более или менее прямые или немного расходящиеся однорядные окончания лопастей листьев, образованные 2—3(4) преимущественно довольно сильно удлиненными клетками (иногда клетка в основании однорядного окончания субизодиаметрическая); сравнительно широкая, свободная от оснований листьев полоса на спинной стороне стебля, состоящая из (1)2(3) рядов клеток (рис. 1, *7*); специфический ярко- или беловато-зеленый цвет и отсутствие вторичной пигментации; массивный стебель; отсутствие гиалодерми-

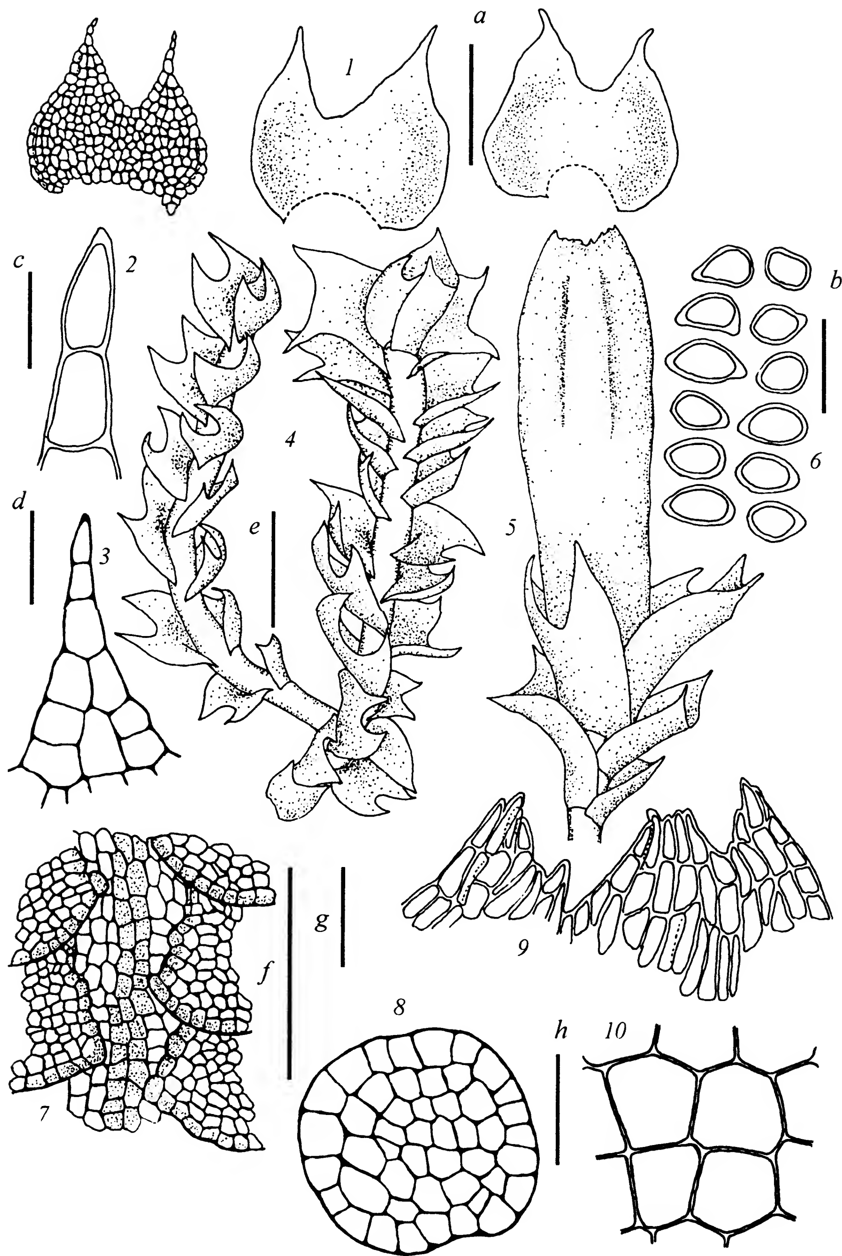


Рис. 1. *Cephalozia pachycaulis* R. K. Schust.

1 — стерильные листья; *2*, *3* — окончание лопасти листа; *4* — стерильный побег; *5* — побег с периантием; *6* — выводковые почки; *7* — спинная сторона побега; *8* — поперечный срез стебля; *9* — устье периантия; *10* — клетки средней части листа. Масштабные линейки: *a* — 500 мкм для *1*; *b* — 30 мкм для *6*; *c* — 50 мкм для *2*; *d* — 100 мкм для *3*; *e* — 1000 мкм для *4*, *5*; *f* — 500 мкм для *7*; *g* — 100 мкм для *9*; *h* — 30 мкм для *8*, *10*. (Бурятия, хр. Хамар-Дабан, северный макросклон, 117—01, 15.08.2001, Константинова (KPABG)).

са из значительно более крупных наружных коровых клеток; преимущественно 3-слойная стенка коробочки; отсутствие двухфазного развития наружного слоя стенки коробочки; ножка коробочки, образованная (8)9—12 рядами наружных и 5—7 рядами внутренних клеток.

Поскольку описание *Cephalozia pachycaulis* имеется только в статье Schuster (1993), опубликованной в журнале Bryologist, который практически недоступен для российских бриологов, считаем полезным привести не только новые точки нахождения, но и дать детальное описание вида с учетом вариабельности, выявленной при изучении образцов из России. К сожалению, антеридии и спорофиты в наших образцах не обнаружены, поэтому их описание приводится по Schuster (1993).

Cephalozia pachycaulis R. M. Schust. — Bryologist, 1993. 96(4): 623. (Рис. 1).

Р а с т е н и я от ярко- до беловато-зеленых, никогда не развивают вторичную пигментацию, довольно крупные, 1—1.5 (в зоне гаметангиев до 1.75) мм шир. и 5—9 мм дл. В е т в л е н и е интеркалярное брюшное или иногда, особенно на побегах с выводковыми почками, терминальное типа *Frullania* с половинкой листа при основании ветви. С т е б е л ь очень мягкий, (150)180 мкм шир. при основании боковых ветвей, 210—300 мкм шир. на большей части побегов и до 340 мкм шир. в верхней части (в частности, на побегах с гинецеями); на поперечном срезе с почти недифференцированными клетками коры, которые лишь местами несколько крупнее, а часто и мельче клеток сердцевины, с практически неутолщенными стенками. Клетки сердцевины тонкостенные со слегка извилистыми стенками, в брюшной части 20—26(30) мкм в диам., в спинной — до 31—36 × 34—45 мкм. Ширина клеток на спинной стороне стебля (26—30)34—45(60) мкм, длина 60—100 мкм. Р и з о и д ы многочисленные бесцветные и очень длинные, более чем в 2 раза превышающие ширину побега, около 12 мкм в диам., часто с расширением до 23 мкм шир. на конце. Л и с т ь я широкоовальные, обычно несимметричные, вогнутые, довольно крупные: верхние, вблизи гаметангиев, до 0.9—1.3 мм дл. и 0.8—1.5 мм шир., нижние на стебле более мелкие, от 0.65 × 0.65 мм до 0.7 × 0.7(1) мм, (20)26—30 клеток шир., поделенные на 0.5—0.6 длины V-образной закругленной в основании вырезкой на 2 узкотреугольные лопасти, косо прикрепленные, но часто с почти поперечным прикреплением на спинной стороне стебля; дорсальные основания листьев отделены друг от друга полосой из (1)2(3) ряда клеток, полностью свободной от оснований листьев (рис. 1, 7). Л о п а с т и л и с т а почти прямые или немного расходящиеся, неравные, спинная лопасть (6—7)8—10 клеток шир., брюшная шире, (8—10)12—14 клеток, с характерными длинными однорядными окончаниями лопастей, образованными (1)2—3(4) клетками. На всех побегах есть и местами преобладают листья с 2-клеточным однорядным окончанием, реже попадаются листья с 4-клеточным окончанием. Конечная клетка однорядного окончания от довольно длинной, с длиной, превышающей ширину в 3—4 раза, (11)14—17 × 43—57 мкм, до несильно удлиненной, с превышением длины над шириной не более чем в 2 раза, и тогда 14 × 28 мкм, на конце со слабо или довольно сильно утолщенной клеточной стенкой; клетка в основании одноклеточного окончания от почти изодиаметрической (28—30)45—54 мкм, до удлиненной (30)34—40 × 50—56 мкм. Нередко конечная клетка рано обламывается или сжимается. К л е т к и л и с т а в середине неразделенной части тонкостенные без утолщений, почти изодиаметрические, 4—6-угольные, около 43—45(50) мкм в диам. или слегка удлиненные до 40 × 50 мкм. А м ф и г а с т р и и отсутствуют на стерильных побегах, развиты вблизи гинецеев. В ы в о д к о в ы е п о ч к и одноклеточные, округлые, 12—14 мкм, до эллипсоидальных, 12 × 15 мкм, и узкоэллипсоидальных, 9—12 × × 23 мкм, с довольно сильно утолщенными стенками и часто с короткими сосочко-

видными выростами на концах. Они образуют на верхушке побега бесцветную шарообразную массу, находящуюся в окружении вздутых в основании довольно крупных листьев. При этом часто развивается интеркалярный брюшной подверхушечный побег, замещающий основной побег, прекративший рост из-за почкования. Крупные, вздутые при основании листья сохраняются на побеге в количестве нескольких пар, в результате чего при поверхностном рассмотрении такие растения напоминают антеридиальные побеги. В пазухах этих вздутых при основании листьев обычно находятся значительно более мелкие, сильно видоизмененные листья или просто почкующиеся нитчатые структуры и рассеянные вокруг выводковые почки.

Автеция (или иногда гетереция?). Андроцеи с 2—4(5) парами покровных листьев, терминальные, иногда интеркалярные на основных побегах или на более или менее укороченных вентральных интеркалярных или терминальных типа *Frullania* боковых побегах. Мужские покровные листья сходны по форме и размерам со стерильными или немного мельче них, но с такими же заостренными лопастями, которые, однако, нередко сильно согнуты, в основании вздутые, у наиболее хорошо развитых покровных листьев в основании развит зубец; антеридии по одному в пазухах покровных листьев. Гинецеи на верхушках более или менее укороченных брюшных побегов с 2—3 парами постепенно увеличивающихся покровных листьев. Внутренняя пара покровных листьев обычно с длиной, превышающей ширину, от 600—835 до 1700 мкм дл. и от 460—550 до 850 мкм шир., разделены на 0.3—0.5 длины на две—три цельнокрайные лопасти, верхушки лопастей чаще тупые. Покровные листья внешнего круга немного мельче внутренних, с более мелкими вырезками (до 0.2—0.25 длины) и более тупыми лопастями. Покровные амфигастрии мельче (360 × 600 мкм) и не разделены на лопасти. Периантий до 2.8 мм дл. и 0.7 мм шир., несколько мясистый и многослойный в основании, цилиндрический на большем протяжении, к верхушке более или менее тупо 3-гранный и 3-складчатый, на конце укороченных веточек. Устье периантия мелколопастное с городчатым и зубчатым краем и небольшим числом 1—2-клеточных ресничек, образованных удлиненными клетками, верхняя из которых 14—17 × 50—66 мкм, клетки городчатого края очень длинные, около 17 × × 74—84 мкм. Ножки спорофита около 210—220(233) мкм в диам., из (8)9—12 внешних и 5—6(7) внутренних рядов клеток почти одинакового диаметра. Коробочка овальная,[1] около 600 мкм в диам. и 800—825 мкм дл., створки коробочки примерно 380 мкм шир. и 900 мкм дл. Стенка коробочки варьирует от двухслойной, 27—29 мкм толщ., до трехслойной, до 35—37 мкм толщ.; клетки наружного слоя 15—18 мкм толщ., внутреннего — 11—12 мкм толщ. или, если стенка трехслойная, то 13—14 мкм (по 6.5—7 мкм каждый слой). Наружные клетки стенки коробочки почти квадратные или слегка удлиненные, 20—24 мкм шир. и 20—26 мкм длины, местами удлиненные, до 16 × 35—40 мкм, без четкого двухфазного развития: все или большинство более длинных стенок с 1—2 радиальными (при поверхностном осмотре узловатыми) утолщениями, промежуточные участки стенок между утолщениями уплотненные и пигментированные, в результате чего продольные стенки в целом кажутся извилисто-узловатыми; на срезе утолщения часто преимущественно ограничены внешними частями радиальных, продольных стенок; поперечные стенки спорадически с узловатыми утолщениями или уплотненными стенками. Клетки внутреннего слоя довольно беспорядочно продолговатые, (15)17—20(24) × 35—55 мкм, с извилистыми узловатыми продольными стен-

---

[1] Schuster (1993) описывает коробочку как яйцевидную «ovoid» без всяких оговорок, однако это, видимо, опечатка, так как для рода *Cephalozia* характерна овальная коробочка (см. напр., Schuster, 1974).

ками, узловатые утолщения вытягиваются в поперечные шпоровидные отростки или, местами, соединяются узкими, часто слабозаметными полукольчатыми утолщениями. Споры 9.5—11 мкм в диам., со слабо выступающей червеобразной скульптурой. Неровности поверхности варьируют от очень коротких (почти как точка) до неравномерно удлиненных и иногда разветвленных, но никогда не сливающихся и не образующих ареол. Элатеры до 200—255 мкм дл. и 7—9 мкм шир., с двумя узкими спиралями.

Изученные образцы: **США**: Аляска — «Alaska, Talkeetria Mtns., Fern Mine valley, N of Fairangel Creek, NNW of Palmer, 3300—3900 ft. alt., 61°49′ N, 149°14′ W, slope with E aspect, siliceous outcrops et boulders, between boulders, with *Macrodiplophyllum imbricatum* (Howe) Perss., *Calycularia crispula* Mitt. s. l., *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dumort., 114-1-92, 7 VII 1992, Konstantinova et Schuster (KPABG)». **Россия**: Бурятия, хр. Хамар-Дабан, северный макросклон, Байкальский заповедник, голец Осиновский, ручей Чумовой, высота около 1230 м над ур. м., 51°25′ с. ш., 105°02′ в. д., крупнокаменистая россыпь на склоне к ручью, на выступе валуна, преобладает в небольшой куртинке с примесью *Calypogeia integristipula* Steph., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. и *Cephalozia ambigua* C. Mass., с выводковыми почками, периантиями, № 117-01, 15 VIII 2001, Константинова (KPABG); Камчатка. Южная Камчатка, окр. пос. Термальный, сопка к западу от третьего километра Мутновской дороги, 53°00′ с. ш., 158°25′ в. д., около 500 м над ур. м., мохово-лишайниковая тундра с незначительной примесью кустарничков в ложбине между зарослями кедрового стланика, на песчаных криогенн ıх пятнах, единичные экземпляры по краю очень небольшой куртинки с преобладанием *Nardia japonica* Steph. и очень незначительной примесью по краю *Diplophyllum taxifolium*, *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dumort., *Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. и *Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljakov, № 74-5-01-VB, 22 VIII 2001, Бакалин (KPABG); Центральная Камчатка, исток Хайрюзовской Окуры на перевале Окура, 55°45′ с. ш., 157°52′ в. д., около 1000 м над ур. м., почти отвесное каменистое русло пересохшего ручья среди зарослей *Pinus pumila* (Pall.) Regel, преобладает в куртине с примесью *Plectocolea subelliptica* (Lindb. ex Kaal.) A. Evans, *Blepharostoma trichophyllum* и *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff; с выводковыми почками и гинецеями, 82-3-01-VB, 27 VIII 2001, Бакалин (KPABG); Срединный хр., 15 км ВЮВ от горы Алней, Верхнекиреунские гидротермальные источники, 56°43′ с. ш., 159°52′ в. д., 500 м над ур. м., на почве у холодного ручья под пологом *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. с *Diplophyllum taxifolium*, *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) H. Buch, *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konstantinova, *Scapania curta* (Mart.) Dumort. 12 IX 1989, Чернягина; Восточная Камчатка, на северной окраине г. Елизово, 53°20′ с. ш., 158°30′ в. д., около 90 м над ур. м., разнотравно-злаковый березняк, на почве на обочине дороги, в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, № 56-13-01-VB, 07 VIII 2001, Бакалин (KPABG); Северная Камчатка: 2 км на восток от устья р. Палана, 59°09′ с. ш., 159°48′ в. д., березняк (*Betula ermanii* Cham.) злаковый, в затенении на мелкоземе, на склоне к ручью, в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, с гинецеями и выводковыми почками, 14 VI 2003, Бакалин (KPABG).

Экология. В типовом местонахождении на Аляске вид собран на сырой почве среди разнотравной тундры на крутом склоне (Schuster, 1993) и вблизи, в углублении между валунами среди каменистой россыпи на склоне (Константинова, KPABG). На Камчатке он также приурочен преимущественно к горно-тундровым сообществам или березнякам около верхней границы их распространения, где встречается на участках с нарушенным растительным покровом, при этом

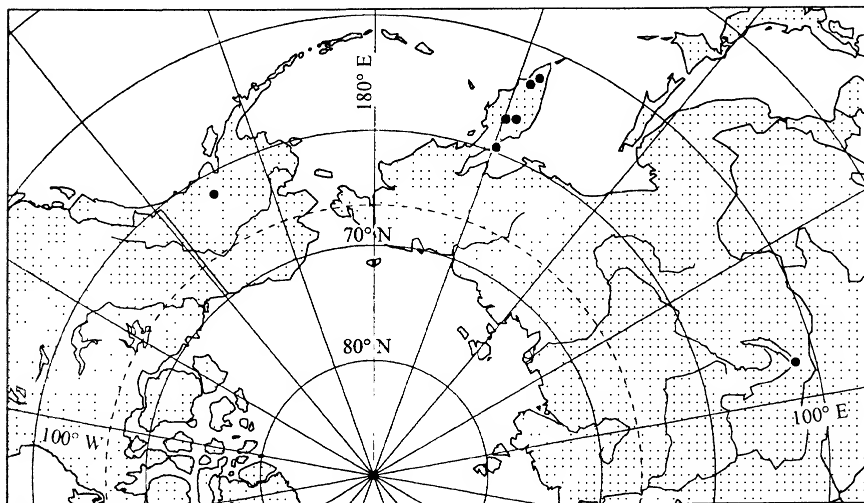


Рис. 2. Карта распространения *Cephalozia pachycaulis* R. M. Schust.

всегда в условиях несколько повышенного увлажнения. В лесном поясе на Камчатке вид собран только в антропогенных условиях, на тропе, куда, видимо, был занесен из близлежащего местонахождения в горах. В единственном пока известном местонахождении из Южной Сибири *C. pachycaulis* обнаружена около верхней границы леса, в довольно узкой долине, на каменистой россыпи на крутом склоне горы, в понижении на выступе валуна, покрытом небольшим слоем гумуса.

Таким образом, вид можно охарактеризовать как ацидофильный мезофит, произрастающий на несформированных и слабо сформированных почвах. Хотя в первоописании (Schuster, 1993) отмечается, что вид является тенелюбивым «Plants sciaphilous», новые данные свидетельствуют о более широкой амплитуде условий, в которых он произрастает: от затененных местообитаний под валунами до сравнительно открытых слабо затененных участков на склонах. Во многих образцах *C. pachycaulis* собрана вместе с *C. bicuspidata* s. l., от которой отличается размерами и отсутствием пигментации.

Список сопутствующих печеночников включает пока 15 видов (см. цитируемые выше образцы), однако из них лишь *Diplophyllum taxifolium*, *Cephalozia bicuspidata* s. l. и *Blepharostoma trichophyllum* отмечены неоднократно (в трех образцах каждый).

Распространение (рис. 2). В настоящее время *Cephalozia pachycaulis* известна с Камчатки и из единичных местонахождений на Аляске и в Южной Сибири. Причем на Камчатке вид, видимо, нередок. В дальнейшем вполне возможно его нахождение в горах Британской Колумбии, Сибири и Дальнего Востока. По-видимому, вид приурочен к горным районам с приокеаническим климатом. На этих основаниях *C. pachycaulis* можно определить как монтанный азиатско-западноамериканский преимущественно приокеанический вид.

Обсуждение

При первоописании *Cephalozia pachycaulis* Schuster (1993) детально анализирует особенности морфологии и анатомии вида, сравнивая его как с другими представителями рода, так и с другими родами семейства *Cephaloziaceae*. Этот вид наиболее примитивный среди известных *Cephalozia*. На основании менее специализиро-

ванного строения ножки и стенки коробочки, а также особенностей строения стебля *C. pachycaulis* выделяется в монотипную секцию *Pachycaules* R. M. Schust. (Schuster, 1993). По форме листьев вид похож на *C. bicuspidata*, а по размерам, анатомии стебля и отсутствию пигментации — на *C. pleniceps*. Их отличия приведены в ключе.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ *CEPHALOZIA PACHYCAULIS*

1\. Листья более или менее яйцевидной формы, с максимальной шириной в нижней трети или близ границы нижней и средней третей, с почти поперечно прикрепленным дорсальным краем, разделены на 0.45—0.6 длины несколько закругленной при основании V-образной вырезкой на 2 прямые или расходящиеся лопасти, с однорядным окончанием из (1)2—3(4) более или менее удлиненных клеток. Верхушечная клетка однорядного окончания менее 20 мкм шир. в основании, с длиной, превосходящей ширину не менее чем в 2 раза. Растения от зеленых до красно-бурых. Брюшные столоны отсутствуют 2

— Листья более или менее округло-яйцевидной формы, с максимальной шириной около середины или близ границы нижней и средней третей, с более или менее косо прикрепленным дорсальным краем, разделены на 0.3—0.5 длины U- или более широкой V-образной вырезкой на 2 прямые или несколько сходящиеся лопасти, с однорядным окончанием из 1—2 слабо удлиненных клеток, причем ширина конечной клетки в основании обычно не менее 28—30 мкм, длина не превышает 40—51 мкм. Растения зеленоватые, без следов коричневой или пурпурной пигментации. Брюшные столоны нередко развиты . . . . *C. pleniceps*

2\. Лопасти листьев с (1—)2—4-клеточными однорядными окончаниями в основном из отчетливо удлиненных клеток, длина верхней клетки обычно превышает ширину в 2—4 раза [ширина ее не более 20 мкм в основании]; стебель довольно мясистый, 200—300(350) мкм шир., с коровыми клетками, слабо отличающимися по размерам от срединных; дорсальные основания листьев отделены друг от друга полосой из (1)2(3) рядов клеток, полностью свободной от оснований листьев. Растения беловато-зеленые, без следов коричневой или пурпурной пигментации . . . . *C. pachycaulis*

— Лопасти листьев с 1—3(4)-клеточными однорядными окончаниями из слабо удлиненных клеток, длина верхней клетки превышает ширину не более чем в 2 раза; стебель не мясистый, 140—180(—200) мкм шир., с коровыми клетками, значительно превосходящими по размерам срединные и формирующими более или менее четкий гиалодермис; дорсальные основания листьев сближены — срединная полоса, полностью свободная от оснований листьев, образована 1 рядом клеток или не выражена. Растения часто развивают коричневую и/или пурпурную пигментацию . . . . *C. bicuspidata*

По строению стебля (без гиалодермиса), стенки коробочки более 2 слоев толщ., наличию ветвления типа *Frullania*, тонкостенным крупным клеткам листа без признаков вторичной пигментации и некоторым другим признакам *C. pachycaulis* напоминает монотипный род *Schofieldia* J. D. Godfrey (Godfrey, 1976). От него она отличается нежелобчатыми листьями со значительно более глубокой вырезкой и лопастями, заканчивающимися 2—4 удлиненными, а не 1—2 неудлиненными клетками; отсутствием амфигастрий, имеющихся у *Schofieldia* по меньшей мере на хорошо сформированных побегах; 1-клеточными выводковыми почками, в отличие 1—2-клеточных; ножкой коробочки, образованной большим числом клеток (8 + 4 у *Schofieldia*); отсутствием двухфазного развития наружного слоя стенки коробочки.

В заключение можно сказать, что *Cephalozia pachycaulis* — хорошо различимый (даже в поле), но малоизвестный вид, который в дальнейшем, по-видимому, будет найден в горах Сибири и Дальнего Востока.

Благодарности

Благодарим А. Н. Савченко (ПАБСИ КНЦ РАН) за помощь в подготовке карты распространения *Cephalozia pachycaulis*, О. М. Афонину и И. В. Чернядьеву за внимательное прочтение первого варианта рукописи и ценные замечания. А. Д. Потемкин признателен О. А. Чернягиной за предоставленные материалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48874, 03-04-49304, 03-04-49593). Работа В. А. Бакалина частично поддержана грантом Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Константинова Н. А. Печеночники Южной Сибири: история изучения, характеристика флоры, направление дальнейших работ // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русск. бот. об-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск; Барнаул). 2003. Т. 1. С. 207—209.

Потемкин А. Д. Новые и малоизвестные для России печеночники с Камчатки и из Приморского Края (Российский Дальний Восток) // Arctoa. 2003. Т. 12. С. 75—82.

Bakalin V. A. A preliminary check-list of the hepatics of Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Arctoa. 2003. Vol. 12. P. 83—90.

Godfrey J. D. Schofieldia, a new hepatic from the Pacific Northwest // Bryologist. 1976. Vol. 79. P. 314—320.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Columbia Univ. Press, New York, London. 1974. Vol. 3. i—xiv, 1—880 p.

Schuster R. M. On *Cephalozia pachycaulis* sp. nov. and the perimeters of *Cephalozia* // Bryologist. 1993. Vol. 96. N 4. P. 619—625.

SUMMARY

Recently described and poorly known liverwort species *Cephalozia pachycaulis* R. M. Schust. was found in South Siberia (Khamar-Daban Range) and Kamchatka Peninsula. Earlier the species was known from the type locality in Alaska only. Description of *C. pachycaulis* and consideration of its differentiation, distribution and ecology are provided.

УДК 582.32(470.22) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© А. И. Максимов,[1] Т. А. Максимова,[1] И. Б. Кучеров[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ» (КАРЕЛИЯ). II

A. I. MAKSIMOV, T. A. MAKSIMOVA, I. B. KUCHEROV. ADDITIONS TO THE MOSS FLORA OF «KIVACH» RESERVE (KARELIA). II

[1] Институт биологии Карельского НЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (814) 76-98-10
E-mail: maksimov@krc.karelia.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: dryas@peterstar.ru
Поступила 30.04.2004

Приводится аннотированный список 28 видов мхов, новых для бриофлоры заповедника «Кивач» (Карелия), и 3 редких видов. *Barbula unguiculata*, *Campylophyllum halleri*, *Polytrichastrum pallidisetum* и *Rhynchostegium riparioides* указываются впервые для Заонежского флористического района.
Ключевые слова: листостебельные мхи, заповедник «Кивач», Карелия.

Заповедник «Кивач» (62°18′ с. ш., 33°55′ в. д.), один из старейших в России, расположен в пределах Заонежского флористического района (Раменская, 1960), который по видовому богатству листостебельных мхов занимает второе место в

Карелии после Приладожья (Волкова, Максимов, 1993; Максимов и др., 2003). Первый наиболее полный аннотированный список листостебельных мхов заповедника, включающий 195 видов, был опубликован в 1995 г. (Максимов и др., 1995). Позднее был собран большой гербарий мхов во время выполнения геоботанических описаний растительности заповедника: в 1996, 1997 и 2003—2004 гг. И. Б. Кучеровым, в 1999 и 2000 гг. А. В. Кравченко и в 2002 г. Т. А. Максимовой. При обработке этого гербарного материала обнаружено 18 видов, новых для бриофлоры заповедника. Еще 9 новых видов выявлено при более детальном изучении сборов А. И. Максимова 1975 г. и И. В. Куксы 1982 г. с доломитовых обнажений, расположенных на южном берегу оз. Сундозера, а один вид — *Catoscopium nigritum* — отмечен в гербарных сборах А. И. Максимова 1989 г. с ключевого болота. Ниже приводится аннотированный список видов, впервые обнаруженных в заповеднике, и 3 редких вида (в списке они отмечены звездочкой). Таксоны расположены в алфавитном порядке, номенклатура дана по L. Söderström (1996, 1998), *Bryum laevifilum* приводятся в понимании В. И. Золотова (Zolotov, 2000). Сборы хранятся в гербарии Института биологии Карельского НЦ РАН.

Barbula unguiculata Hedw. — квартал (кв.) 34, пожня в пос. В. Кивач, разнотравно-щучковый луг в нижней части юго-западного склона к реке, на почве в смеси с *Bryum argenteum*, 23 VI 1996, И. Кучеров.

Brachythecium starkei (Brid.) Schimp. — часто: в лесах различного типа на гнилой древесине, на нарушенной почве, в напочвенном покрове, 29 VI, 4, 18 VIII 1996 и 5, 6, 8, 27 VII 1997, И. Кучеров; 5, 6, 7, 8, 9 VII 2002, Т. Максимова; на лугах на почве, 29, 30 VII 1999, А. Кравченко.

Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen — кв. 2, оз. Сундозеро, сосняк скальный с кизильником на диабазах с вкраплениями карбонатных пород, на выворотне сосны на нарушенной песчаной почве, со спорогонами, 4 VIII 2004, А. Максимов.

Bryum argenteum Hedw. — кв. 34, пожня в пос. В. Кивач, разнотравно-щучковый луг в нижней части юго-западного склона к реке, на почве в смеси с *Barbula unguiculata*, 23 VI 1996, И. Кучеров.

Bryum laevifilum Syed. — кв. 33, склон юго-западной экспозиции к ручью, ельник с осиной вейниково-ландышевый кисличный с *Viola mirabilis*[1] с опадом, 5 VII 1997; кв. 33, нижняя часть склона северо-северо-западной экспозиции к ручью, ельник луговохвощево-папоротничково-кисличный, на валеже, 5 VII 1997; кв. 33, зарастающие лишайниками скальные обнажения на восточном склоне правого берега р. Суны у гидрологических мостков, на скале, 10 VII 1996, И. Кучеров; кв. 34, скалы у водопада «Кивач» на левом берегу р. Суны, в смеси с *Amphidium lapponicum*, 13 VIII 2002, Т. Максимова.

Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange — кв. 29, отметка 8100 по Мунозерской тропе, осинник с ольхой черной и вязом аконитово-таволговый кисличный, на гумусе, 16 VII 1996, И. Кучеров; кв. 33, осинник на скалистой гряде, основание ствола старой осины, 15 VII 2002, Т. Максимова.

---

[1] Названия сосудистых растений даются по: С. К. Черепанов (1995).

Campylophyllum halleri (Hedw.) Fleisch. — о-в Рудник на Сундозере. Обнажения доломитов по северному берегу, в тени непосредственно под нависшими скалами, 8 VII 2003, И. Кучеров; кв. 4, доломитовые скалы с чабрецом, овсяницей овечьей, костенцом, плаунком, на мелкоземе, 8 VII 2003, И. Кучеров.

Catoscopium nigritum (Hedw.) Brid. — кв. 1, ключевое трихофорово-осоково-гипновое болото, ложбина стока грунтовых вод, со спорогонами, 3 VII 1989, А. Максимов.

Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp. — кв. 33, правый берег р. Суны, ельник кислично-крупнотравный, на большом выворотне ели на нарушенной почве, довольно обширной куртинкой, со спорогонами, 8 VII 2002, Т. Максимова.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Milde — кв. 33, зарастающие лишайниками скальные обнажения на восточном склоне правого берега р. Суны у гидрологических мостков; там же и по кромке скального берега р. Суны, со спорогонами, 10 VII 1996, И. Кучеров.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch. et Schimp. — кв. 4, выходы доломитов юго-западной экспозиции на южном берегу Сундозера,[2] в расщелинах на мелкоземе, со спорогонами, 27 VII 1982, И. Кукса.

Eurhynchium hians (Hedw.) Sande Lac. — кв. 37, таволгово-разнотравный луг, на почве в смеси с *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Thuidium recognitum*, 13 VII 1999, А. Кравченко; кв. 33, осинник вейниковый на правом берегу р. Суны, на обочине тропы на почве чистой куртиной, 6, 15 VII 2002; там же, у ствола ольхи серой на почве чистой куртиной, 15 VII 2002, Т. Максимова.

Fissidens bryoides Hedw. — кв. 33, нижняя часть склона северо-северо-западной экспозиции к ручью, ельник луговиково-хвощово-папоротничково-кисличный, на почве, как примесь к *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Plagiomnium medium*, со спорогонами, 5 VII 1997, И. Кучеров.

Gymnostomum aeruginosum J. Sm. — кв. 4, на мелкоземе скального карниза как примесь к *Distichium capillaceum*, 27 VII 1982, И. Кукса.

Hylocomiastrum umbratum (Hedw.) Fleisch. — кв. 33, ельник кислично-крупнотравный, ложбина стока с зарослями *Filipendula ulmaria*, вблизи крупного упавшего и сгнившего ствола, в напочвенном покрове, 7 VII 2002, Т. Максимова.

Hypnum recurvatum (Lindb. et H. Arn.) Kindb. — кв. 4, как примесь к *Tortella tortuosa*, *Sanionia uncinata*, 5 IX 1975, А. Максимов.

Mnium thomsonii Schimp. — кв. 4, как примесь к *Timmia austriaca*, 5 IX 1975, А. Максимов; на скальных обнажениях с примесью *Ctenidium molluscum*, *Neckera oligocarpa*, 27 VII 1982, И. Кукса; кв. 36, смешанный лес, в основании ствола крупной осины, в смеси с *Plagiomnium cuspidatum*, *Hypnum lindbergii*, *Fissidens osmundoides*, 6 VI 2002, А. Максимов.

---

[2] Далее это место сбора цитируется как кв. 4.

Myurella julacea (Schwaegr.) Schimp. — кв. 4, как примесь к *Eurhynchium pulchellum*, 5 IX 1975, А. Максимов; как примесь к *Distichium capillaceum*, 27 VII 1982. И. Кукса.

**Oncophorus wahlenbergii* Brid. — кв. 33, ельник-кисличник, на колоднике. как примесь к *Rhizomnium punctatum*, *Sanionia uncinata*, *Herzogiella turfacea*, 27 VII 1982, И. Кукса. До настоящего времени вид был известен для заповедника только по литературным данным (Brotherus, 1923).

**Palustriella falcata* (Brid.) Hedenaes — в аннотированном списке листостебельных мхов заповедника 1995 г. ошибочно приведен как *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra (Максимов и др., 1995).

**Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T. Kop. — ранее был известен только из одной точки (Максимов и др., 1995), позднее обнаружен еще в нескольких: кв. 23, осинник с березой, липой ландышево-вейниковый со снытью, майниково-кисличный с опадом на правом берегу р. Суны, 11 VIII 1996; кв. 33, склон юго-западной экспозиции к ручью, ельник с осиной вейниково-ландышевый кисличный с *Viola mirabilis* с опадом, 5 VII 1997; кв. 36, ельник с липой кисличный с *Viola mirabilis* с опадом при основании южного склона возле ручья Чечкин, 6, 22 VII 1997, И. Кучеров; кв. 23, 24, 33, 36, со спорогонами, 5, 6 VI 2002, А. Максимов; кв. 33, 6 VIII 2002, Т. Максимова.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — кв. 33, ельник-кисличник крупнотравный, на нарушенной почве на большом выворотне ели как примесь к *Atrichum undulatum*, 8 VII 2002; кв. 25, Сопохский Бор, сосняк черничный зеленомошный, на небольшом выворотне сосны на почве в смеси с *Ceratodon purpureus*, 12 VIII 2002, Т. Максимова.

Pohlia sphagnicola (Bruch et Schimp.) Lindb. et H. Arn. — кв. 25, болото «Сухая Ламба», багульниково-кассандровый участок с сосной по краю массива, как примесь к *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, со спорогонами, 28 VII 1996, И. Кукса.

Polytrichastrum pallidisetum (Funck) G. L. Sm. — кв. 33, сероольшанник с ивой вейниковый при основании скального берегового склона, на почве, 10 VII 1996, И. Кучеров; кв. 33, ельник кислично-крупнотравный, на большом выворотне ели на нарушенной почве, отдельной куртинкой, со спорогонами, 8 VII 2002, Т. Максимова.

Pseudoleskeella tectorum (Brid.) Broth. — кв. 4, на скале небольшой чистой куртинкой, 5 IX 1975, А. Максимов; там же, как примесь к *Tortula ruralis*, 27 VII 1982, И. Кукса.

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. — кв. 34/43, на крупных камнях на месте старого желоба на левом берегу р. Суны ниже водопада, со спорогонами, 15 VIII 2002, Т. Максимова.

Rhynchostegium riparioides (Hedw.) Card. — кв. 34, обсохшие камни в русле р. Суны ниже водопада у левого берега напротив Музея-заповедника, 13 VII 2002, Т. Максимова.

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. — часто: на лугах различного типа, на почве, 1, 4, 11 VII 1996, И. Кучеров; 13 VI и 29, 30, 31 VII 1999, 12, 13 VIII 1999, А. Кравченко; кв. 34, выходы скальных пород ниже водопада на левом берегу р. Суны у старого желоба, на мелкоземе скалы, 13 VII 2002, Т. Максимова.

Sphagnum platyphyllum (Braithw.) Warnst. — кв. 25, болото «Сухая Ламба», сфагновая мочажина с *Carex limosa* и *Scheuchzeria palustris*, 28 VII 1996, И. Кучеров; кв. 34, осоково-таволгово-нардосмиевый луг «Долгая Пожня», напочвенный покров, 14 VIII 1999, А. Кравченко.

S. tenellum (Brid.) Bory — кв. 25, болото «Сухая Ламба», край невысокой кочки и мочажины, 13 VIII 2002, Т. Максимова.

Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al. — кв. 4, 27 VII 1982, И. Кукса; кв. 34, скалы у водопада «Кивач» на правом берегу р. Суны, на мелкоземе в углублении скалы с примесью *Abietinella abietina*, 15 VIII 2002, Т. Максимова.

Таким образом, в настоящее время для заповедника известны 223 вида листостебельных мхов, что составляет 69 % от бриофлоры Заонежского флористического района. Из редких видов, занесенных в Красную книгу Карелии (1995) и Красную книгу Восточной Фенноскандии (Red Data Book.., 1998), впервые для заповедной территории отмечены *Barbula unguiculata*, *Campylophyllum halleri*, *Polytrichastrum pallidisetum*, *Rhynchostegium riparioides*. Все они являются новыми и для Заонежского флористического района.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова Л. А., *Максимов А. И.* Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57—91.

Красная книга Карелии / Под ред. Э. В. Ивантера, О. Л. Кузнецова. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Максимов А. И., *Волкова Л. А.*, *Кукса И. В.* Листостебельные мхи заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1995. Вып. 2. С. 43—67.

Максимов А. И., *Максимова Т. А.*, *Бойчук М. А.* Листостебельные мхи // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 105—119.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 400 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Brotherus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias // Flora Fennica. 1923. Vol. 1. S. 1—635.

Red Data Book of East Fennoscandia / Ed. by H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava and S.-L. Peltonen. Helsinki, 1998. 351 p.

Söderström L. (ed.) Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Vol. 2. Musci (A-I). Mossornas Vänner. Trondheim, 1996. 69 p.

Söderström L. (ed.) Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Vol. 3. Musci (J-L). Mossornas Vänner. Trondheim, 1998. 72 p.

Zolotov V. I. The genus *Bryum* (*Bryaceae*, *Musci*) in the Middle European Russia // Бриол. журн. Arctoa. 2000. Vol. 9. P. 155—232.

SUMMARY

28 mosses are reported for the first time for the «Kivach» reserve (Republic of Karelia). *Barbula unguiculata*, *Campylophyllum halleri*, *Polytrichastrum pallidisetum* and *Rhynchostegium riparioides* are new for the Zaonezhye Province.

УДК 581.9(470.315) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© Е. А. Борисова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ ВО ФЛОРЕ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. BORISSOVA. NEW AND RARE ALIEN PLANT SPECIES IN THE FLORA OF IVANOVO REGION

Ивановский государственный университет, кафедра общей биологии и ботаники
153025 Иваново, ул. Ермака, 39
Факс (0932) 32-66-00
E-mail: flora@ivanovo.ac.ru
Поступила 30.01.2004
Окончательный вариант получен 20.04.2004

Приводятся сведения о нахождении 23 видов адвентивных растений, из которых 11 (*Panicum ruderale*, *Chenopodium aristatum*, *Amaranthus powellii*, *A. hybridus*, *Lepidium sativum*, *Poterium sanguisorba*, *Vicia varia*, *Anoda cristata*, *Falcaria vulgaris*, *Solanum luteum*, *Dipsacus fullonum*) впервые выявлены во флоре Ивановской обл.
Ключевые слова: адвентивные виды, флористические находки, Ивановская обл.

В результате специальных флористических исследований различных типов антропогенных экотопов Ивановской обл., проведенных в 2000—2003 гг., и просмотра гербарных материалов получены данные о нахождении новых и редких видов адвентивных растений. Виды, впервые приводимые для флоры области, отмечены звездочкой.

Гербарные образцы, подтверждающие находки, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), дубликаты хранятся в Гербарии им. П. Ф. Сырейщикова (MW) и на кафедре общей биологии и ботаники Ивановского государственного университета (ИвГУ). Коллектором всех сборов, кроме особо оговоренных случаев, является автор статьи.

* *Panicum ruderale* (Kitag.) Chang. — 1) Г. Иваново, территория мукомольного комбината, сорное место, в массовом количестве, 26 IX 2000; 2) ст. Сортировочная, на ж.-д. полотне, 16 VIII 2003. Сегетальный сорняк пропашных и зерновых культур (Никитин, 1983), редко заносится в области Центральной России.

Setaria faberi Herrm. — Окр. г. Иваново, ст. Сортировочная, у старого депо, между шпалами ж.-д. полотна, крупный, ветвистый от основания экземпляр, 12 X 2003. Восточноазиатский сорно-рудеральный вид. Ранее отмечался в области в 1989 г. (Шилов и др., 1992).

Eragrostis cilianensis (All.) Vign.-Lut. — Г. Иваново, территория мукомольного комбината, у складов зерна, 28 IX 1998. Второе местонахождение вида в области. Ранее был собран в 1992 г. (Борисова, 1993б). Вероятно, спорадически заносится с зерном из южных областей России.

Polygonum patulum Bieb. — Г. Тейково, вдоль ж.-д. полотна, 17 VII 2003. Степной галофильный вид, редко заносимый ж.-д. транспортом. Ранее был найден в г. Иваново в 1991 г. (Борисова, 1993а).

* *Chenopodium aristatum* L. — Окр. г. Иваново, ст. Сортировочная, место промывки и очистки вагонов, ж.-д. полотно, один небольшой сильно ветвистый и пло-

доносящий экземпляр, 12 IX 2003. Очень редкое растение, заносимое из аридных районов Азии (Сухоруков, 1999).

C. urbicum L. — Окр. г. Иваново, ж.-д. ст. Сортировочная, место очистки и промывки вагонов, несколько небольших обильно плодоносящих экземпляров, 12 IX 2003. Редкий, спорадически заносимый в область и не сохраняющийся в местах заноса вид. Известен из городов Кинешма, Иваново и окр. дер. Беркино (Лежневский р-н), где был найден на крупных свалках.

Atriplex patens (Litv.) Iljin. — Г. Иваново, территория свалки промышленных отходов, крупные группы плодоносящих растений, 7 IX 2003. Впервые в области найден в г. Приволжске в 1997 г. (Голубева, 2001), в 2001 г. отмечен на городской свалке в г. Пучеже. Галофильный вид южных областей Центральной России, быстро распространяющийся по области. Из соседних областей известен пока только в Ярославской (Борисова и др., 2001).

* *Amaranthus powellii* S. Wats. — 1) Окр. г. Шуя, территория городской свалки, группы особей, 2 X 2000, Е. Борисова, В. Галунова; 2) окр. г. Иваново, ж.-д. ст. Текстильный, на ж.-д. полотне, 10 X 2003. Сорно-рудеральный североамериканский вид, редко заносимый в Центральную Россию. Известен из Курской и Тамбовской областей (Сухоруков, Березуцкий, 2000) и г. Москвы (Бочкин, 2003).

* *A. hybridus* L. — Г. Иваново, пустырь у завода железобетонных конструкций, группа особей, 18 IX 2001. В сопредельных областях пока не найден. Ближайшее местонахождение — г. Москва (Игнатов и др., 1990).

Erysimum repandum L. — Окр. г. Иваново, ст. Сортировочная, место очистки и промывки вагонов, несколько цветущих особей, 16 VIII 2003. Второе местонахождение в области, впервые собран на ж.-д. полотне (ж.-д. ст. Текстильный) в 1993 г. (Борисова, 1993б). Степной и полупустынный вид, редко заносимый в области Центральной России.

Lepidium campestre (L.) R. Br. Gaertn. — Окр. г. Иваново, ж.-д. ст. Текстильный, верхняя часть пологого склона ж.-д. насыпи, на протяжении 10 м в массе, 22 IV 2000. Удерживается в течение 2001—2003 гг. Впервые был найден в г. Иваново в 1989 г. (Шилова и др., 1989).

* *L. sativum* L. — Г. Тейково, обочина шоссейной дороги, несколько цветущих и плодоносящих особей, 17 VII 2003. Изредка выращивается как овощная культура.

Consolida orientalis (J. Gray) Schroding. — Окр. г. Иваново, ж.-д. ст. Текстильный, на ж.-д. полотне, между шпалами, один небольшой цветущий экземпляр, 10 X 2003. Ранее был собран в 1992 г. на ж.-д. ст. Горино (Борисова, 1993б).

* *Poterium sanguisorba* L. — Ивановский р-н, окр. дер. Бабенки, вдоль дороги близ садово-огородных участков, группа особей, 12 VII 1999, Н. Н. Макеева. Степной вид, иногда разводимый как пряное растение.

* *Vicia varia* Host (=*V. dasycarpa* Ten.). — 1) Пос. Савино, на ж.-д. насыпи, плодоносящий экземпляр, 30 VII 1994; 2) окр. г. Иваново, ж.-д. ст. Текстильный, вдоль

ж.-д. полотна, 31 VII 2000; 3) г. Тейково, между шпалами, несколько цветущих растений, 17 VII 2003. Изредка встречается во всех районах российского Причерноморья (Зернов, 2003). Как заносное растение отмечен А. П. Сухоруковым в Тамбовской обл. (MW).

* *Anoda cristata* (L.) Schlecht. — Ивановский р-н, окр. пос. Богданиха, территория очистных сооружений, на грудах грунта, в зарослях *Solanum nigrum*, один крупный экземпляр в фазе бутонизации, 14 IX 2003. Североамериканский сорняк, крайне редко заносимый в Россию. Ближайшее местонахождение — Тверская обл. (Нотов, 1999).

* *Falcaria vulgaris* Bernh. — Г. Иваново, центральная часть, несколько цветущих особей, 26 VII 2003. Лугово-степной вид, редко заносимый в нечерноземные области. В 1990 г. отмечался в г. Кинешме студенткой ИвГУ Е. Дуб (гербарный образец утерян).

Salvia tesquicola Klok. et Pobed. — Г. Тейково, вдоль ж.-д. полотна, несколько растений в фазе бутонизации, 17 VII 2003, Е. Борисова, А. Плешакова. Редкий заносный вид в области, отмечался в Ивановском р-не, на ст. Ермолино в 1982 г. (Шилова и др., 1989).

* *Solanum luteum* Mill. — Г. Иваново, территория свалки промышленных отходов, один очень ветвистый, обильно плодоносящий экземпляр, 20 X 2003. В соседних областях не найден. Известен из Ленинградской обл. (Цвелёв, 2000).

Nicandra physaloides (L.) Gaertn. — Ивановский р-н, окр. ст. Горино, на грудах мусора по краю леса, несколько крупных цветущих и плодоносящих особей, 5 VIII 2003. Редко выращиваемое декоративное растение, как дичающее ранее отмечалось на свалке бытовых отходов в г. Иваново в 1992 г. (Борисова, 1993а).

* *Dipsacus fullonum* L. (=*D. sylvestris* Huds.). — Г. Иваново, центральная часть, у многоэтажного дома, 7 VII 2002. Опушечный и рудеральный вид Южной Европы, редко выращивается как декоративное растение. Ближайшее местонахождение — Ярославская обл. (Тремасова, 2002).

Ambrosia trifida L. — Кинешемский р-н, дер. Луговое, у склада зерна птицефабрики, одно высокое растение с очень крупными листьями, в начальной фазе бутонизации, 21 VII 2003, Е. Борисова, А. Быкова. Ранее единичные экземпляры вида отмечались на ж.-д. в городах Иваново и Шуя (Борисова, 1993б).

Helianthus lenticularis Dougl. ex Lindl. — Г. Иваново, территория мукомольного комбината, у складов зерна, группа ветвистых экземпляров с развитыми плодами, 26 IX 2000. В 2000—2002 гг. там же отмечены единичные растения. Впервые найден в 1993 г. на ж.-д. полотне в окр. г. Иваново (Борисова, 1996).

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность С. Р. Майорову, А. П. Сухорукову, Т. А. Федоровой и О. В. Юрцевой за просмотр гербарного материала и помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993а. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Борисова Е. А. Дополнение к адвентивной флоре Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993б. Т. 98. Вып. 6. С. 114—117.

Борисова Е. А. Находки новых и редких заносных видов растений в Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 6. С. 78—83.

Борисова М. А., Гарин Э. В., Папченков В. П. Флористические находки на транспортных путях Ярославской области // Бот. журн. 2001. № 2. С. 111—115.

Бочкин В. Д. Находки новых и редких видов адвентивных растений на железных дорогах Москвы // Пробл. изуч. адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Москва—Тула, 2003. С. 79—81.

Голубева М. А. К флоре г. Приволжска и его окрестностей // Краевед. зап. Иваново, 2001. Вып. 6—7. С. 167—172.

Зернов А. С. Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. М., 2003. 383 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Никитин В. В. Сорные растения СССР. Л., 1983. 454 с.

Нотов А. А. Дополнения к адвентивной флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 47—51.

Сухоруков А. П. Маревые Средней России. М., 1999. 25 с.

Сухоруков А. П., Березуцкий М. А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 53—58.

Тремасова М. А. Новые для Ярославской области адвентивные растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 41—42.

Шилов М. П., Силаева Т. Б., Борисова Е. А., Шилова Т. Н. Новые адвентивные виды растений во флоре Ивановской области // Матер. II областн. краевед. конф. Иваново, 1992. С. 26—28.

Шилова Т. Н., Шилов М. П., Борисова Е. А. Адвентивные растения во флоре г. Иваново // Пробл. изуч. адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1989. С. 26—28.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

SUMMARY

New records of alien plant species are reported, 11 of them being new for the flora of Ivanovo Region: *Panicum ruderale* (Kitag.) Chang, *Chenopodium aristatum* L., *Amaranthus powellii* S. Wats., *A. hybridus* L., *Lepidium sativum* L., *Poterium sanguisorba* L., *Vicia varia* Host, *Anoda cristata* (L.) Schlecht., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Solanum luteum* Mill., *Dipsacus fullonum* L.

УДК 581.8.950.2.75 : 582(571.62) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© С. Д. Шлотгауэр

О НАХОДКЕ *STENANTHIUM SACHALINENSE* (*COLCHICACEAE*) В МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

S. D. SHLOTGAUER. ON THE RECORD OF *STENANTHIUM SACHALINENSE* (*COLCHICACEAE*) IN THE CONTINENTAL PART OF RUSSIAN FAR EAST

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
Факс (4212) 32-57-55
E-mail: flora@ivep.as.khb.ru
Поступила 14.05.2004

Указано местонахождение *Stenanthium sachalinense*, считавшегося эндемиком о-ва Сахалин, в материковой части Дальнего Востока России.

Ключевые слова: *Stenanthium sachalinense*, *Colchicaceae*, эндемик, о-в Сахалин, Омальский хр.

Род *Stenanthium* (A. Gray) Kunth из сем. *Colchicaceae* содержит 4 вида, распространенных в Северной и Центральной Америке, и 1 — в Восточной Азии (Rydberg, 1990; Paul et al., 1994). На российском Дальнем Востоке, на о-ве Сахалин, обитает *Stenanthium sachalinense* F. Schmidt, который впервые был собран в 1861 г. П. П. Гленом на западном побережье центральной части острова на каменистых осыпях и скалах окрестностей мыса Дуэ. Позднее он был описан Ф. Б. Шмидтом (Schmidt, 1869) и считался эндемиком Сахалина. В последние десятилетия прошлого века вид неоднократно собирали в северной и южной частях острова. Растет в горно-лесном поясе, преимущественно на скалах или щебнистых осыпях под ними, чаще встречается в поясе каменноберезовых лесов с ольховником и кедровым стлаником в пределах высот от 300—400 до 700—800 м над ур. м. (Баркалов, 1987).

Во время экспедиционных работ эколого-флористического отряда Института водных и экологических проблем (ИВЭП) ДВО РАН в июне 2001 г. вид был обнаружен на Омальском хр. (район им. Полины Осипенко Хабаровского края), на южном склоне водораздела небольших водотоков Большой Куян — Ошибочный (бассейн нижнего течения р. Амгунь). *Stenanthium sachalinense* обитает здесь в пределах высот 450—550 м над ур. м., на опушках разреженных лиственнично-дубовых лесов. Эдификатор их — *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. имеет куртинно-порослевое происхождение, поврежден неоднократными пожарами, его средняя высота составляет 8 м, при диаметре 11 см, возобновление неудовлетворительное. В сообществе намечается смена дуба *Larix cajanderi* Mayr.

В кустарниковом ярусе преобладает *Pinus pumila* (Pall.) Regel, единично отмечены: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Rosa amblyotis* C. A. Mey., *Spiraea media* Franz Schmidt, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Rhododendron dauricum* L.

В пределах пробной площади отмечена неоднородность травяного яруса: в «окнах» преобладает *Carex amgunensis* F. Schmidt с участием *Lupinaster pentaphyllus* Moench, *Convallaria keiskei* Miq., *Dianthus superbus* L., *Geranium erianthum* DC., *Adenophora sublata* Kom., *Aquilegia parfiflora* Ledeb., *Adonis amurensis* Regel et Radde, *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *Sedum middendorfianum* Maxim., *Artemisia gmelinii* Web.

На участках, где близко залегают коренные породы, на щебнистом делювии обычны: *Ajania pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Allium maximowiczii* Regel, *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Potentilla fragarioi-*

des L., *Galium verum* L., *Saxifraga bronchialis* L., *Kitagawia terebinthaceae* (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen. и др.

Местообитание *Stenanthium sachalinense* на материке отличается по своим климатическим условиям от сахалинских. Хотя расстояние до острова составляет по прямой 250 км, коэффициент увлажнения на Омальском хр. в 2 раза ниже, чем на побережье Татарского пролива (Петров и др., 2000).

Низкогорный рельеф хребта и высокие показатели теплообеспеченности южных склонов являются благоприятным фактором для развития широколиственной формации из монгольского дуба, обеспечивающей, как и *Betula lanata* на Сахалине, в своем пологе существование редкого вида.

В связи с тем что местообитание *Stenanthium sachalinense* подвержено воздействию горнопромышленного предприятия, находящегося в бассейне ручья Ошибочный, необходима организация памятника природы и поиски новых местообитаний этого вида на Омальском хр.

Благодарности

Автор признателен В. Ю. Баркалову за сведения по экологии сахалинской популяции *Stenanthium sachalinense*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов Ю. В. Сем. *Colchicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. С. 350—351.

Петров Е. С., *Новороцкий П. В.*, *Леншин В. Т.* Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток—Хабаровск. 2000. 174 с.

Paul A., *Joe A.*, *Trevor G.* et al. Plants of the Pacific Northwest Coast. Vancouver etc., 1994. 111 p.

Rydberg P. A. Studies on the Rocky Mountain flora // Bull. Torrey Bot. Club. 1990. Vol. 27. P. 528—538.

Schmidt F. Flora sachalinensis // Mem. Acad. Sci. Pétersb. 1868. Ser. VII. T. 12. N 2. P. 188.

SUMMARY

A new locality of *Stenanthium sachalinense*, which was earlier considered an endemic to Sakhalin Island, has been found in the continental Russian Far East.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 57 (091)

© А. Е. Овечкин, А. Г. Шкорбатов, Ю. Г. Шкорбатов

Л. А. ШКОРБАТОВ (1884—1972)

A. Ye. OVECHKIN, A. G. SHKORBATOV, Yu. G. SHKORBATOV.
LEONID ANDREYEVICH SCHKORBATOW (1884—1972)

Харьковский национальный университет, кафедра генетики и цитологии
61077 Украина, Харьков, пл. Свободы, 4
Тел. 0572 45 75 71
Поступила 28.04.2004

Статья посвящена жизни и деятельности Леонида Андреевича Шкорбатова (1884—1972) — видного ботаника-эколога, гидробиолога, альголога и миколога, одного из создателей отечественной санитарной гидробиологии.
Ключевые слова: история науки, альгология, микология, санитарная гидробиология, лимнология.

В 2004 г. исполняется 120 лет со дня рождения Леонида Андреевича Шкорбатова — одного из основателей санитарной гидробиологии в России, внесшего значительный вклад в развитие отечественной альгологии, микологии и водной экологии.

Л. А. Шкорбатов родился 2 мая (19 апреля ст. стиля) 1884 г. в селе Ново-Троицкое Курской губернии в семье учителя. Самостоятельную жизнь начал в 9 лет, поступив в Сумскую Александровскую гимназию. В 1903 г. Л. А. окончил гимназию с серебряной медалью и поступил в Императорский Харьковский университет на естественное отделение физико-математического факультета. Он специализировался на отделении морфологии и систематики растений, возглавляемом проф. В. М. Арнольди. Л. А. Шкорбатов был первым студентом, выполнившим дипломную работу под руководством молодого профессора. Близкое общение с семьей Арнольди, представлявшей лучшие традиции московской профессуры, оказало большое влияние на формирование личности Л. А. Шкорбатова как русского интеллигента.

На старших курсах Л. А. специализируется в области цитологии и эмбриологии высших растений. Его дипломная работа «Партеногенетическое и апогамное развитие у цветковых растений. Изучение истории развития у *Taraxacum officinale* Wigg.» по своей тематике находилась в то время на переднем крае развития ботаники и генетики. Опубликованная по результатам исследования статья (Шкорбатов, 1912а) получила высокую оценку специалистов и даже через 70 лет после ее выполнения продолжала цитироваться (Хохлов и др., 1978).

В 1908 г. Л. А. окончил университет с дипломом первой степени и стал ассистентом кафедры ботаники Харьковских Высших женских курсов Общества трудящихся женщин. С 1910 г. он ассистент кафедры ботаники Императорского Харьковского университета, где оставлен для подготовки к профессорскому званию.

В 1916 г. он успешно выдержал магистерский экзамен и избран приват-доцентом. В период 1916—1920 гг. читал лекции на Высших педагогических курсах и в Фармацевтическом институте.

В 1911 г. Л. А. проходил стажировку в Институте физиологии растений при Венском университете у выдающегося австрийского ботаника-физиолога Ганса Молиша (Hans Molisch). В ходе разработки методик чистых культур Л. А. обнаружил новый организм *Gemmophora purpurascens*, который был описан как новый вид и род сем. *Mucedinaceae* порядка *Hyphomycetes* (Fungi imperfecti). Л. А. Шкорбатов подробно изучил обнаруженный организм и выделяемый им пигмент (Шкорбатов, 1912б, Schkorbatow 1912).

После возвращения из Вены Л. А. участвовал в организации биологической станции на р. Северский Донец. С начала 1916 г. он член Комиссии по созданию биостанции, торжественно открытой 11 июля 1917 г. С марта 1917 г. он член комитета по заведованию станцией (Арнольди, 1918). В тяжелом 1919 г. после отъезда В. М. Арнольди на юг Л. А. Шкорбатов стал ее директором и оставался на этом посту до того момента, когда она вошла в состав биологического факультета Харьковского университета (1952 г.). За эти годы дважды — после гражданской и второй мировой войн — ему пришлось практически заново восстанавливать и отстраивать Северо-Донецкую биологическую станцию (Шкорбатов, 1955).

В конце 1919 г. Л. А. был назначен заведующим кафедрой ботаники Харьковского университета, переименованного в 1920 г. в Академию теоретических знаний и преобразованного в 1921 г. в Харьковский институт народного образования (ХИНО). Кроме того, в 1919 г. Л. А. Шкорбатов был избран профессором и заведующим кафедрой ботаники Харьковского женского медицинского института и кафедрой морфологии и систематики растений Харьковского фармацевтического института.

В городе без топлива и электричества, при мизерном финансировании, когда Л. А. зачастую приходилось голодать, он вместе с несколькими сотрудниками-энтузиастами пытается сохранить Ботанический сад, находившийся под угрозой разорения, так как горожане пытались растащить деревянную ограду и вырубить уникальные деревья на дрова. Все топливо шло на обогрев оранжерей, при этом Л. А., квартира которого была реквизирована, сам жил в неотапливаемом помещении Харьковского ботанического института.

Удивительнее всего то, что в этих условиях Л. А. сохранял оптимизм и продолжал начатое им в 1912 г. изучение водных грибов (Шкорбатов, 1914). Результаты исследования водных грибов сем. *Saprolegniaceae* и синезеленых водорослей он доложил на Всероссийском съезде ботаников в Петрограде в 1921 г. (Шкорбатов, 1921а—в). Изучение фикомицетов представляло большой теоретический интерес: в то время они были недостаточно изучены даже в систематическом отношении. До появления работы Л. А. Шкорбатова данные по высшим фикомицетам, и в первую очередь по группе *Saprolegnineae*, почти полностью отсутствовали не только для территории Украины, но и для России. В результате исследований 1912—1923 гг. было изучено 13 видов сапролегниевых, среди которых установлены 5 новых разновидностей (Шкорбатов, 1923а; Шкорбатов, 1925; Шкорбатов, 1927б). Было показано, что между украинскими и западноевропейскими, а также американскими представителями сапролегниевых наблюдаются существенные различия.

Период начала 1920-х годов характеризуется рождением новых научных организаций по инициативе самих ученых. В 1920 г. был организован Харьковский ботанический институт, объединивший оставшихся в Харькове ботаников. Директором Ботанического института был избран Л. А. Важным звеном научной деятельности института были семинары, не прерывающиеся даже в самые тяжелые годы

(Шкорбатов, Лавренко, 1924). Институт играл важную роль в научной жизни Украины, поскольку был единственным действующим ботаническим центром с обширной научной библиотекой. В состав института входил Ботанический сад университета. В 1922 г. Л. А. был назначен директором Ботанического сада.

В начале 1924 г. начались чистки студенческого состава с исключением представителей «эксплуататорских классов». Л. А. Шкорбатов, активно выступавший против этого, а также против снижения уровня образования, был объявлен «буржуазным ученым». В результате в ХИНО сложилась тяжелая для Л. А. моральная обстановка, однако он продолжал открыто отстаивать свое мнение. В 1926 г. «строптивый» профессор был вынужден отойти от педагогической деятельности в ХИНО.

Еще в начале 1920-х годов Л. А. избрал в качестве объектов своих исследований микроорганизмы, которые и теперь, по прошествии 80 лет, вызывают повышенный интерес в связи с проблемами антропогенного загрязнения. Речь идет о впервые описанных им видах синезеленых водорослей. Так, например, *Anabaena ucrainica* Schkorbatow способна легко мутировать под действием техногенных факторов (Ledec et al., 1997). Исследования, проведенные после аварии 1986 г. на Чернобыльской атомной станции, показали, что для этого организма характерно накопление цезия (Avery et al., 1992). Л. А. были обнаружены 4 новых вида и 2 разновидности синезеленых водорослей (Шкорбатов, 1923б; Шкорбатов, 1927в), описан новый организм из семейства вольвоксовых (Шкорбатов, 1921б; Шкорбатов, 1923в; Schkorbatow, 1926; Шкорбатов, 1927а). Всего им описано 29 новых таксонов водорослей и грибов, в том числе синезеленых — 10, эвгленовых — 3, зеленых водорослей — 8. Впервые Л. А. Шкорбатовым (Шкорбатов, 1927в) описано явление так называемого «цветения на глубине».

Постепенно научные интересы Л. А. перемещались в область изучения водорослей и водных грибов в экологическом аспекте. Он обращает внимание на вопросы влияния загрязнения воды на состав микрофлоры, ищет наиболее чувствительные организмы, которые могли бы быть использованы как индикаторы качества воды. С другой стороны, он пытается выяснить, как различные представители водной флоры и фауны могут активно влиять на качество воды, очищать ее от промышленных и бытовых примесей. Собранный в начале 1920-х годов материал о связи микрофлоры и степени загрязнения рек лег в основу статьи «О распространении синезеленых организмов в системе рек Харьков—Уды—Северский Донец. Этюд к вопросу о загрязняемости рек» (Шкорбатов, 1925).

В ходе дальнейшего развития этой тематики он разрабатывает научную программу комплексного изучения водной флоры и фауны в непосредственной связи со средой ее обитания. Только комплексный подход, сочетание гидробиологических исследований с гидрохимическими, санитарно-биологическими и бактериологическими могли дать вполне достоверные сведения о степени загрязнения водоемов. Создание надежных методов контроля качества воды было только первым шагом, следующим было изучение реакции отдельных представителей водной флоры на степень и характер загрязнения воды, исследование процессов самоочищения водоемов.

Существовавшая в Харькове в начале 1920-х годов практическая задача обеспечения города питьевой водой и необходимость контроля ее качества привлекли внимание Л. А. как гидробиолога. Осенью 1924 г., после доклада Л. А. Шкорбатова в Госплане, вопрос финансирования работ по комплексному исследованию рек Харьковщины был, наконец, решен. Л. А. организовал группу ученых, с энтузиазмом взявшихся за дело. Этот коллектив и явился основой первого в Украине центра

санитарно-гидробиологических исследований, известного как Комиссия по санитарно-биологическому обследованию р. Северский Донец и его притоков, председателем которой был Л. А. Результаты проведенных исследований были опубликованы в двух томах трудов Комиссии (Шкорбатов, 1926а, б; Шкорбатов, 1928). В этой фундаментальной работе содержатся очерк природных условий бассейна р. Северский Донец, результаты гидробиологических и гидрохимических исследований, описания новых методик оценки качества воды, разработанный Л. А. новый метод количественного учета фитопланктона, поправки и дополнения к шкале сапробности Колквитца и Марссона. Исследования позволили оценить степень загрязнения и эффективность процессов самоочищения рек, спроектировать харьковский водопровод. По своему объему, методике, тщательности проведения и важному практическому значению работа по обследованию Северского Донца до сих пор служит примером для проведения работ подобного типа. Вокруг Л. А. сформировался круг ученых-гидробиологов, идеи и деятельность которых оказали решающее влияние на развитие гидробиологии в Украине.

В начале 1930-х годов, в период интенсивной индустриализации, необходимость решения экологических проблем становится очевидной. В 1931 г. на базе отдела Харьковского санитарно-бактериологического института им. Мечникова при активном участии Л. А. Шкорбатова был организован Всеукраинский институт коммунальной гигиены (УИКГ), в котором он основал отдел санитарной гидробиологии. Здесь Л. А. Шкорбатов занимался вопросами токсичности промышленных стоков и намечал практические меры по улучшению санитарного состояния рек и озер Донбасса (Шкорбатов, 1936). В 1932—1934 гг. Л. А. организовал экспедиции на Карловское, Ольховское, Луганское и Гришинское водохранилища для изучения последствий регулирования стока рек. Он не только описывал происходящие под влиянием гидротехнических сооружений перемены в биологическом режиме рек, но и рекомендовал меры борьбы с возникающими нежелательными явлениями, такими как «цветение воды». Результаты проведенных работ обобщены в книге «Водохранилища Донбасса» (Шкорбатов и др., 1937). В 1933—1940 гг. были также проведены комплексные исследования водосборников и водопроводной сети г. Харькова. Широкомасштабные исследования сопровождались постановкой лабораторных опытов по выяснению роли осадков, образующихся в водопроводной сети, как среды обитания некоторых организмов (Шкорбатов, 1940а, б; Шкорбатов, Соболев, 1940).

В 1943 г., после освобождения Харькова, проф. Л. А. Шкорбатов возглавил кафедру низших растений ХГУ. Второй раз пришлось ему заново восстанавливать кафедру и биостанцию, как и в двадцатые годы, практически с нуля.

В послевоенный период Л. А. занимался общими вопросами типологии водоемов и региональной лимнологии. Среди лимнологических работ следует отметить многолетнее изучение оз. Лебедин (Шкорбатов, 1940в) и исследование оз. Белого (Шкорбатов, 1956а). В последней работе обобщены изменения планктона озера на протяжении 35 лет, описано 208 видов водорослей. Л. А. Шкорбатов любил тщательность и обстоятельность, эти же качества он прививал своим ученикам.

В связи с развернувшимся в 1950-е годы строительством ГЭС на больших и малых реках возник вопрос прогнозирования изменений биологического и гидрохимического режима рек при искусственном регулировании стока. Л. А. организовал комплексное исследование рек перед созданием Каховского и Краснооскольского водохранилищ (Шкорбатов, 1956б; Шкорбатов, 1959а). Естественным продолжением указанных работ явились экспедиции 1958—1961 гг. по изучению экологии вновь образованных водохранилищ в Украине, в которых исследовалась динамика изменений микрофлоры и микрофауны, последовательно прослеживались законо-

мерности формирования естественных водных биоценозов в процессе превращения реки в крупное водохранилище (Шкорбатов, 1965).

В 1962 г. Л. А. вышел на пенсию, но продолжал работать над составлением классического «Определения пресноводных водорослей СССР» (Шкорбатов и др., 1959б), не утратившего своей научной ценности до нашего времени. Кроме того, он работал в Харьковском отделении Всесоюзного гидробиологического общества АН СССР, организованного по его инициативе в 1951 г., бессменным председателем которого он был до последних дней своей жизни.

6 мая 1972 г. Л. А. Шкорбатов скоропостижно скончался от кровоизлияния в мозг.

Будучи одним из создателей отечественной санитарной гидробиологии, Леонид Андреевич Шкорбатов оставил науке около 40 работ и воспитал много учеников. В нем эрудиция крупного ученого, несшего традиции старой университетской школы, сочеталась со скромностью и душевным благородством. Даже в самые драматические моменты нашей истории, когда, казалось бы, нужно было думать о своем выживании, он спасал Ботанический сад, оранжереи, биостанцию, а главное — боролся за сохранение научных, этических и педагогических традиций университета как храма науки. Имя Леонида Андреевича Шкорбатова занимает достойное место в истории отечественной ботаники.

Список новых таксонов, описанных Л. А. Шкорбатовым

Gemmophora purpu ascens (nov. gen. et. sp.)
Saprolegnia monoica var. *ocellata* Schkorbatow (nov. var.)
S. monoica var. *tortipes* Schkorbatow (nov. var.)
S. variabilis var. *charkoviensis* Schkorbatow (nov. var.)
Achlya racemosa var. *stelligera* f. *polyspora* Schkorbatow (nov. forma)
A. oligocantha var. *brevispina* Schkorbatow (nov. var.)
A. braunii var. *mindeni* Schkorbatow (nov. var.)
Chlamydosphaera korschikowi Schkorbatow (nov. gen. et. sp.)
Anabaena scheremetievi var. *incurvata* f. *ovalispora* Schkorbatow (nov. forma)
A. spiroides var. *ukrainica* Schkorbatow (nov. var.)
A. hassalii f. *brevispora* Schkorbatow (nov. forma)
Cylindrospermum fluviaticum Schkorbatow (sp. nov.)
Lyngbya kryptovaginata Schkorbatow (sp. nov.)
Oscillatoria tenuis var. *nigra* Schkorbatow (nov. var.)
O. limosa var. *disperso-granulata* Schkorbatow (nov. var.)
O. nidita Schkorbatow (sp. nov.)
Merismopedia insignis Schkorbatow (sp. nov.)
Trachelomonas globularis var. *collaris* Schkorbatow (nov. var.)
T. spirillifera Schkorbatow (sp. nov.)
Tetraedron cervicornis Schkorbatow (sp. nov.)
Cosmarium boeckii var. *minor* Schkorbatow (nov. var.)
C. botrytis var. *exiguum* Schkorbatow (nov. var.)
C. laeve var. *apunctatum* Schkorbatow (nov. var.)
C. sumtumidum var. *clongatum* Schkorbatow (nov. var.)
C. rectangulare var. *crassapex* Schkorbatow (nov. var.)
Staurastrum pseudofurcigerum var. *lehedinensis* Schkorbatow (nov. var.)
Holopedia irregularis var. *diffusa* Schkorbatow (nov. var.)
Gloeotrichia pisum var. *mutabilis* Schkorbatow (nov. var.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди В. М. Северо-Донецкая станция общества испытателей природы при Харьковском университете // Тр. об-ва испыт. природы Харьковского ун-та. Харьков, 1918. Т. 49. С. 135—143.

Хохлов С. С., *Зайцева М. И.*, *Куприянов П. Г.* Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. С. 224.

Шкорбатов Л. А. Партеногенетическое и апогамное развитие у цветковых растений. Изучение истории развития у *Taraxacum officinale* Wigg. // Тр. об-ва испыт. природы при Имп. Харьковском ун-те. Харьков, 1912а. Т. 45. С. 15—56.

Шкорбатов Л. А. Морфологические изменения и образование пигмента у нового организма из группы *Deuteromycetes* (*Gemmophora purpurascens*) // Протоколы об-ва испыт. природы при Императорском Харьковском ун-те. Харьков, 1912б. Вып. 1. С. 33—42.

Шкорбатов Л. А. К морфологии и систематике водных грибов *Phycomycetes* Харьковской губернии // Отчет о состоянии и деятельности Императорского Харьковского ун-та за 1914 г. Харьков, 1915. С. 177.

Шкорбатов Л. А. Наблюдения над синезелеными водорослями из водоемов Харьковской губернии // Дн. 1-го Всеросс. съезда русских ботаников. Петроград, 1921а. С. 68.

Шкорбатов Л. А. О новом организме из вольвоксовых: «*Chlammydosphaera Korschikowi* Schkorbatow nov. gen. et sp.» // Дн. 1-го Всеросс. съезда русских ботаников. Петроград, 1921б. С. 69.

Шкорбатов Л. А. К морфологии и систематике оомицетов Харьковской губернии // Дн. 1-го Всеросс. съезда русских ботаников. Петроград, 1921в. С. 70.

Шкорбатов Л. А. Новые разновидности из *Oomycetes*, найденные в окрестностях г. Харькова // Бот. матер. Ин-та споровых растений Главного Ботанического сада. Петроград, 1923а. Т. 2. № 3. С. 34—36.

Шкорбатов Л. А. Новые виды и разновидности из группы синезеленых водорослей, найденные в Харьковской губернии // Бот. матер. Ин-та споровых растений Главного Ботанического сада. Петроград, 1923б. Т. 2. № 6. С. 87—89.

Шкорбатов Л. А. О новом организме из вольвоксовых: «*Chlammydosphaera Korshikowi* Schkorbatow nov . gen. et sp.» // Бот. матер. Ин-та споровых растений Главного Ботанического сада. Петроград, 1923в. Т. 2. № 2. С. 17—18.

Шкорбатов Л. А., *Лавренко Е. М.* Ботанический семинар при Харьковском Ботаническом Институте // Укр. бот. журн. Киев, 1924. Т. 2. С. 92—93.

Шкорбатов Л. А. О распространении синезеленых организмов в системе рек Харьков—Лопань—Уды—Северский Донец. Этюд к вопросу о загрязняемости рек // Тр. Харьковского об-ва испытателей природы при Укрглавнауке. Харьков, 1925. Т. 50. Вып. 1. С. 38—50.

Шкорбатов Л. А. Общий очерк природных условий бассейна р. Северского Донца с топографическим описанием и альгологической характеристикой ближайших к Харькову речных водоемов // Тр. Комис. по санитарно-биологическому обследованию р. Северский Донец и его притоков Лопани и Уд. Харьков, 1926а. Вып. 1. С. 9—43.

Шкорбатов Л. А. Гидробиологическое изучение микрофлоры реки Северского Донца и его притоков Уд и Лопани. (Предварительный отчет за период исследований с ноября 1924 г. по апрель 1925 г.) // Тр. Комисс. по санитарно-биологическому обследованию р. Северский Донец и его притоков Лопани и Уд. Харьков, 1926б. Вып. 1. С. 45—94.

Шкорбатов Л. А. О новом организме из вольвоксовых. *Chlammydosphaera Korschikowii* nov. gen. et sp. // Наук. записки по біології. Днепропетровск, 1927а. № 1. С. 69—72.

Шкорбатов Л. А. Материалы к изучению водных грибов Харьковской губернии // Наук. зап. по біології. Держ. видав України. Днепропетровск, 1927б. № 1. С. 73—85.

Шкорбатов Л. А. Наблюдения за некоторыми синезелеными водорослями Харьковской губернии // Русский архив протистологии. 1927в. Т. 6. № 1—4. С. 119—130.

Шкорбатов Л. А. Гидробиологическое изучение микрофлоры реки Северского Донца и его притоков Уд и Лопани. (Результаты годичного обследования за период с ноября 1924 г. по октябрь 1925 г.) // Тр. Комисс. по санитарно-биологическому обследованию р. Северский Донец и его притоков Лопани и Уд. Харьков, 1928. Вып. 2. С. 87—153.

Шкорбатов Л. А. Гідробіологічні досліди бассейну р. Дінця і водойом Донбасу // Учен. зап. Харків. ун-ту. 1936. Кн. 6—7. С. 229—231.

Шкорбатов Л. А., *Солодовников С. В.*, *Хохолкина Н. Н.*, *Коновалова Е. И.* Водохранилища Донбасса (санитарно-биологические исследования). Донбасс, его санитарное изучение и оздоровление. Харьков, 1937. С. 60—118.

Шкорбатов Л. А., *Соболев В. Г.* Санитарно-биологическое и химико-бактериологическое обследование водосборников г. Харькова в 1933 г. // Тр. Укр. Центр. ин-та коммунальной гигиены. Харьков, 1940. С. 5—22.

Шкорбатов Л. А. Изучение биологического населения водосборников и водопроводной сети г. Харькова по данным исследования 1935 г. // Тр. Укр. Центр. ин-та коммунальной гигиены. 1940а. С. 23—41.

Шкорбатов Л. А. Изучение биологии и условий развития фауны в Харьковском водопроводе и мероприятия по борьбе с ней // Фауна Харьковского водопровода. Харьков, 1940б. Т. 1. С. 69—97.

Шкорбатов Л. А. Озеро Лебедин Сумской области и его микрофлора по данным гидробиологических обследований // Тр. Донецкой гидробиологической станции. Харьков, 1940в. Вып. 1. С. 173—212.

Шкорбатов Л. А. К истории альгологии и гидробиологии в Харьковском государственном университете // Уч. зап. ХГУ. Т. 59. Тр. науч.-иссл. ин-та биологии и биологического факультета ХГУ. Харьков, 1955. Т. 22. С. 123—160.

Шкорбатов Л. А. Планктон озера Белого Змиевского района Харьковской области по данным многократных повторных исследований // Учен. зап. ХГУ. Т. 67; Тр. науч.-иссл. ин-та биологии и биологического факультета ХГУ. Харьков, 1956а. Т. 23. С. 157—211.

Шкорбатов Л. А. Итоги гидробиологического и гидрохимического изучения реки Молочной и ее притоков // Учен. зап. ХГУ. Т. 67; Тр. науч.-иссл. ин-та биологии и биологического факультета ХГУ. Харьков, 1956б. Т. 23. С. 7—21.

Шкорбатов Л. А. Результаты гидробиологических и гидрохимических обследований р. Оскол в связи с сооружением Краснооскольского водохранилища // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959а. С. 453—458.

Шкорбатов Л. А., Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зеленые водоросли, класс Вольвоксовые. М.; Л., 1959б. С. 192—222.

Шкорбатов Л. А. О распространении синезеленых водорослей в озерах поймы р. Северный Донец, Краснооскольском водохранилище и канале Северный Донец—Донбасс // Экология и физиология синезеленых водорослей. Закономерности их массового развития в водоемах. Ин-т биологии внутренних вод АН СССР. М.; Л., 1965. С. 101—108.

Avery S. V., Codd G. A., Gadd G. M. Caesium transport in the cyanobacterium *Anabaena variabilis*: kinetics and evidence for uptake via ammonium transport systems // FEMS Microbiol. Lett. 1992. Vol. 95. P. 253—258.

Ledec G., Quintero J. D., Mejia M. C. Good dams and bad dams: environmental and social criteria for Choosing hydroelectric project sites. Sustainable Development Dissemination Note #1. A report produced for the World Bank. 1997. P. 22.

Schkorbatow L. Zur Morphologie und Farbstoffbildung bei einem neuen Hyphomyceten (*Gemmophora purpurascens* nov. gen. et spec.) // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Berlin, 1912. Bd 30. H. 8. S. 474—482.

Schkorbatow L. Über einen Organismus aus der Gruppe *Volvocales*. «*Chlamydosphaera Korsikovi* nov. gen. et spec.» // Arch. Hydrobiol. Supplem. Stuttgart, 1926. Bd 17. N 1. P. 159—163.

SUMMARY

The article is devoted to the biography of Leonid Andreyevich Schkorbatow (1884—1972), a notable botanical ecologist, hydrobiologist, algologist and mycologist.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© М. Г. Пименов

(*РЕЦЕНЗИЯ*). HIGHER PLANTS OF CHINA. ZHANGGUO-GAODENG-ZHIWN. VOL. 8. FU LIKUO ET HONG TAO (EDS). QINGDAO : QINGDAO PUBLISHING HOUSE. 2001. 748 P. (ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ КИТАЯ. Т. 8. ФУ ЛИКУО, ХОНГ ТАО (РЕД.). ЧИНДАО. ИЗДАТЕЛЬСТВО ЧИНДАО. 2001. 748 С.)

M. G. PIMENOV. (*A REVIEW*). HIGHER PLANTS OF CHINA. ZHANGGUO-GAODENG-ZHIWN. VOL. 8. FU LIKUO ET HONG TAO (EDS). QINGDAO: QINGDAO PUBLISHING HOUSE. 2001. 748 P.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Ботанический сад
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: pimenov@2.botgard.bio.msu.ru
Поступила 31.05.2004

Нет нужды доказывать, насколько существенна детальная информация о растениях Китая, имеющего с Россией весьма протяженную границу, для специалистов, выполняющих монографические обработки тех или иных таксонов или региональные ревизии, особенно в азиатской части страны и республик СНГ. Столь же очевидно, что доступная информация такого рода совершенно недостаточна. Только попадая в одну из крупных ботанических библиотек мира, можно убедиться, сколь много опубликовано китайскими ботаниками за последние годы региональных и более общих обработок флоры этой богатейшей в ботаническом отношении страны.

В конце 2002 г., получив исследовательскую стипендию DAAD (Немецкое общество академических обменов), я имел прекрасную возможность без спешки пополнить свои библиографические познания о современных «флорах» и ботанических монографиях в библиотеке Ботанического сада и Ботанического музея Берлин-Далем (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem). Среди многочисленных новых изданий по флоре отдельных провинций Китая, которые занимают в этой библиотеке несколько полок (благодаря открытому доступу к фондам в любое время условия работы в этой библиотеке великолепные), мое внимание привлекла современная многотомная, полиграфически хорошо оформленная, сводка под названием «Higher plants of China» (HPC). В работах отечественных ботаников, в той или иной мере касающихся растений, распространенных в Китае, мне не встречалось ссылок на это издание — видимо, оно просто отсутствует в библиотеках России.

Между тем в этой многотомной сводке делается попытка дать современный синтез данных о флоре Китая в целом. В определенном смысле это альтернатива издаваемой сейчас англоязычной «Flora of China», которая задумана как модернизованный (с участием иностранных экспертов) вариант только что законченной «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» (FRPS).

Издание HPC запланировано в 13 томах (опубликованы не все); ниже приведены более подробные данные об опубликованных томах с использованием ба-

зы данных Kew Record of Taxonomic Literature, доступной в интернете — http:/www.rbgkew.org.uk/cgi-bin/bibliographies: 1 — *Bryophyta*; 2 — *Pterydophyta*: 3 — *Gymnospermae* и *Angiospermae* — *Magnoliaceae—Eucommiaceae*. Fu L. K. & Hong T. (eds.). 2000. 757 p.; 4 — *Ulmaceae—Clusiaceae*. Fu L. K. & Hong T. (eds). 2000. 745 p.; 5 — *Elaeocarpaceae—Diapensiaceae*. Fu L. K. & Hong T. (eds.). 2003. 775 p.; 6 — *Sapotaceae—Rosaceae*; 7 — *Mimosaceae—Dichopetalaceae*. Li P. Q.. Fu L. K. & Hong T. (eds.). 2001. 929 p.; 8 — *Buxaceae—Apiaceae* (данные приведены выше); 9 — *Loganiaceae—Lamiaceae*. Fu L. K., Chen T. Q., Lang K. Y. & Hong T. (eds.). 1999. 627 p.; 10 — *Phrymaceae—Theligonaceae*; 11 — *Caprifoliaceae—Asteraceae*; 12 — *Butomaceae—Poaceae*; 13 — *Sparganiaceae—Orchidaceae*. Fu L. K. & Hong T. (eds.). 2002. 806 p. Покрытосеменные расположены в порядке системы А. Кронквиста. По-видимому, к настоящему времени издано восемь томов.

Меня интересовал в первую очередь 8-й том HPC, содержащий обработку семейства зонтичных. Хотя я полистал в Берлине и остальные тома сводки, бывшие в наличии, мои впечатления основаны преимущественно на анализе этого тома, тем более что теперь благодаря любезности профессора Hu Zhihao (Куньмин), я имею возможность часто обращаться за справками к этой книге. Этот том включает следующие 30 семейств: *Buxaceae*, *Pandanaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rhamnaceae*, *Leeaceae*, *Vitaceae*, *Erythroxylaceae*, *Ixonanthaceae*, *Linaceae*, *Malpigiaceae*, *Polygalaceae*, *Xanthophyllaceae*, *Staphyleaceae*, *Bretschneideriaceae*, *Sapindaceae*, *Hippocastanaceae*, *Aceraceae*, *Burseraceae*, *Anacardiaceae*, *Simaroubaceae*, *Coriariaceae*, *Meliaceae*, *Rutaceae*, *Zygophyllaceae*, *Oxalidaceae*, *Geraniaceae*, *Tropaeolaceae*, *Araliaceae* и *Umbelliferae* (*Apiaceae*), крупнейшее в этом томе. *Balsaminaceae* заявлены в оглавлении (под номером 174), но их обработки нет.

Монография HPC (рис. 1, 2) издана на китайском языке с кратким английским предисловием силами только китайских ботаников (более 140 систематиков). Она включает основные (около 17 000 — не все!) виды этой богатейшей флоры (общее число видов высших растений флоры Китая оценивается как 30 000). Имеются ключи для определения родов каждого семейства и определения видов немонотипных родов (все на китайском). Для каждого включенного вида имеется краткий номенклатурный параграф со ссылкой на первоописание и важнейшие синонимы (меньше чем в FRPS), по которому читатель, не владеющий китайским языком, может более или менее понять, в каком объеме принимается тот или иной вид, а также китайское название; другие элементы характеристики каждого включенного вида — описание (на китайском языке), рисунок (в основном рисунки заимствованы из FRPS; в конце тома имеются дополнительно 293 цветные фотографии растений в природе) и карта распространения в Китае.

На этих картах следует остановиться особо. Познание деталей распространения видов растений в пределах Китая всегда представляло и представляет проблему для иностранных ботаников из-за лингвистического барьера — все основные «флоры» последнего времени опубликованы на китайском, а этикетки в гербариях недоступны без перевода силами местных специалистов, что далеко не всегда возможно. Карты в HPC отчасти как-то решают эту проблему. Они выполнены на стандартной мелкомасштабной основе; на них показаны границы провинций и автономных районов Китая. При этом в пределах каждого района или провинции заштрихована только часть территории. Трудно понять, основан ли такой показ ареала на реальных гербарных коллекциях (в данном томе есть сведения, что в провинциальных и других гербариях Китая хранится около 17 миллионов образцов) или просто отражает представление авторов обработок о деталях распространения вида по литературным и другим данным. В предисловии отмечается, что использована информа-

中国高等植物

HIGHER PLANTS OF CHINA

主　　编
EDITORS-IN-CHIEF
傅立国　陈潭清　郎楷永　洪　涛　林　祁
FU LIKUO, CHEN TANQING, LANG KAIYUNG, HONG TAO AND LIN QI

第　八　卷
VOLUME 8

编　　辑
EDITORS
傅立国　　洪　涛
FU LIKUO AND HONG TAO

青　岛　出　版　社
QINGDAO PUBLISHING HOUSE

Рис. 1. Титульный лист 8-го тома «Higher Plants of China».

ция, поступившая от местных ботаников, и распространение показано по районам (county). В обработке зонтичных в этом томе, которую я штудировал в связи с работой над «Зонтичными Азии», есть явные ботанико-географические ошибки. Например, *Trachydium roylei*, эндемик Западных Гималаев, показан только в Восточном Сизане и в Сычуани. Есть и еще несколько странных ареалов — *Pleurospermum franchetianum*, *P. davidii*, *Notopterygium franchetii*, *Bupleurum triradiatum*, *B. densiflorum*, *B. pusillum*, *Angelica anomala*, *Ferula lehmannii*, *F. kirialovii* и некоторые другие. По многим таксонам мое мнение расходится с трактовкой авторов обработки (Sheh Menglan, Pu Fating) — как в отношении родов (здесь их трактовка очень консервативна), так и в отношении видов, но здесь неуместно обсуждать эти частности. Отмечу лишь, что *Cyclospermum leptophyllum* помещен дважды — под этим родом и под *Apium*, к которому его раньше относили, и странно отсутствие в сводке рода *Libanotis*, к которому китайские ботаники относят немало видов, по моему мнению, хорошо вписывающихся в род *Seseli* (но их нет и в *Seseli*). Моя задача в этой рецензии состояла в другом — обратить внимание коллег на полезное и основательное издание по богатейшей флоре соседней страны, из которого можно черпать (пусть иногда и «в первом приближении») данные для таксономических ревизий и ботанико-географических сопоставлений.

520 五加科 ARALIACEAE

产四川中南部、云南西北部及西藏，生于海拔2500米以下灌丛中或附生树干。印度及尼泊尔有分布。



图 820 寄生羽叶参 （向其柏绘）

3. 轮伞羽叶参 图 821

Pentapanax verticillatus Dunn in Journ. Linn. Soc. Bot. 35: 498. 1903.

灌木，高达5米。小枝无毛。3小叶复叶，稀单叶，叶薄革质，卵形或卵状椭圆形，长5-8厘米，先端尖，基部宽楔形或圆，全缘，下面被白粉，侧脉6-8对，明显；叶柄长3-5厘米，小叶柄长约5毫米，基部具关节。圆锥花序顶生，序轴长6-10厘米，被红锈色绒毛，基部常着生数个伞形花序，花序具梗，上部花轮生于序轴上，花序无梗；伞形花序径1.5-2厘米，花多数。花紫红色；花梗细，长6-8毫米；萼无毛，具5小齿；子房5室；花柱连成柱状。果球形，紫红色，径约5毫米；果柄密被红锈色毛。花期6-11月，果期翌年1-2月。

产云南及广西西部，生于海拔1200-2000米林中。越南北部有分布。



图 821 轮伞羽叶参 （张世经绘）

4. 圆叶羽叶参 图 822

Pentapanax caesius (Hand.-Mazz.) Shang in Journ. Nan. Inst. For. 2: 26. 1985.

Aralia caesius Hand.-Mazz. Symb. Sin. 7: 702. 1933.

小乔木或灌木状；无刺，全株无毛。一至二回羽状复叶长10-25厘米，每羽片具5-7小叶，基部具1对小叶；小叶纸质，卵形或近圆形，长3-6厘米，基部圆或平截，具细齿，下面灰白色，侧脉4-6对，两面隆起；叶柄长2.5-9厘米，小叶柄长0.2-1厘米，顶生小叶柄长达3厘米。圆锥花序长达30厘米，总状分枝，伞形花序径2-2.5厘米，序梗长1.5-4厘米。花梗长约1厘米；花柱5，离生。果球形，具5棱，径4-6毫米，黑色。花期5-6月，果期8-9月。

产四川西南部、云南西北及北部，生于海拔2100-3000米灌丛、石缝中或林缘。

[附] 云南羽叶参 **Pentapanax yunnanensis** Franch. in Journ. de Bot.

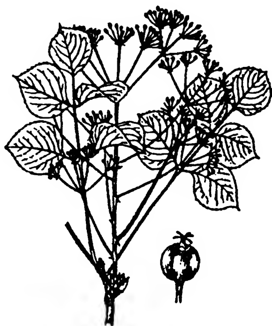


图 822 圆叶羽叶参 （引自《中国树木志》）

Рис. 2. Одна из страниц текста (часть обработки рода *Pentapanax*, сем. *Araliaceae*).

Благодарности

Хочу поблагодарить DAAD за предоставление стипендии, которая, в частности, позволила мне сильно модернизировать библиографическое обеспечение по зонтичным Азии, и профессора Hu Zhihao за присылку рецензируемой книги, а также Российский фонд фундаментальных исследований.

ХРОНИКА

УДК 061.3(100) :58

© Е. Н. Муратова

МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОНГРЕСС «НОВЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ИЗУЧЕНИИ ХРОМОСОМ РАСТЕНИЙ» (ПАТИЯЛА, ИНДИЯ, 8—11 ОКТЯБРЯ 2003 г.)

E. N. MURATOVA «INTERNATIONAL CONGRESS ON EMERGING TRENDS IN PLANT CHROMOSOME RESEARCH» (PATIALA, INDIA, OCTOBER 8—11, 2003)

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Академгородок, Красноярск-36
Поступила 14.05.2004

Международный конгресс «Новые тенденции в изучении хромосом растений» был организован кафедрой ботаники Пенджабского университета. Конгресс получил финансовую поддержку Университетской комиссии Индии по выделению грантов (Нью-Дели), Совета научных и производственных исследований Индии (Нью-Дели) и Отдела биотехнологии правительства Индии (Нью-Дели).

Пенджабский университет был основан в 1962 г., он расположен в 7 км от г. Патияла. В нем имеется 50 обучающих и исследовательских кафедр, библиотека, компьютерный центр, типография и развитая инфраструктура. Университет имеет 8 региональных центров в разных частях Индии.

Кафедра ботаники была организована в 1967 г. на факультете естественных наук. Во главе кафедры стал проф. **С. С. Бир,** присутствовавший на конгрессе (в настоящее время — почетный профессор в отставке). Студенты кафедры специализируются по следующим направлениям: 1) биоразнообразие растений и лесоведение; 2) генетика и селекция растений; 3) биотехнология растений; 4) патология растений; 5) сельскохозяйственная ботаника. На кафедре есть магистры и аспиранты; ученую степень имеют 46 выпускников кафедры. При кафедре есть музей, гербарий, ботаническая фотогалерея, ботанический сад, библиотека.

Кафедра ботаники хорошо известна в Индии и за ее пределами как крупнейший центр по цитогенетике растений. Исследовательская работа кафедры сосредоточена на следующих направлениях: 1) биосистематика, морфология, морфогенез индийских папоротников; 2) цитоморфология флоры покрытосеменных растений Северной Индии; 3) цитогенетические исследования древесных и травянистых растений Северной, Центральной и Южной Индии; 4) анатомия развития покрытосеменных; 5) физиология, биохимия и генетика цианобактерий; 6) таксономия грибов Северной Индии; 7) физиология укореняющихся черенков покрытосеменных; 8) болезни растений Пенджаба и древесиноразрушающие грибы Гималаев; 9) флора штатов Пенджаб и Химчал Прадеш; 10) изучение сорных растений на полях.

Сотрудниками кафедры за 30 лет существования опубликовано более 1200 работ. В течение многих лет ими проводится анализ чисел и морфологии хромосом

растений региональных флор разных районов Индии, изучаются механизмы кариотипической эволюции у древесных, сорных растений и представителей других групп. Кроме кариотипического анализа исследуют также репродуктивную биологию, мутагенез и другие аспекты биологии растений. Поэтому вполне логично, что именно они явились организаторами Международного конгресса по хромосомам растений.

В общей сложности на конгрессе было представлено около 50 докладов; на постерной сессии — более 30. Среди участников конгресса были ученые из 5 стран: Японии, России, США, Филиппин, различных регионов Индии; всего участвовало более 100 человек. Не смогли приехать, но представили материалы для публикации ученые из Ирана, Великобритании, Чехии, Бразилии, Германии. В работе конгресса участвовало много аспирантов и студентов.

Цель конференции — обсуждение результатов исследований хромосом растений, рассмотрение новых направлений в их изучении. На конгрессе рассматривались следующие вопросы: 1) методики изучения хромосом, 2) хромосомный анализ флор, 3) хромосомы и эволюция, 4) хромосомы и лесоводство, 5) цитогенетика растений, 6) молекулярная цитогенетика, 7) воздействие внешних факторов и мутагенез, 8) улучшение сельскохозяйственных и декоративных растений.

На открытии конгресса со вступительным словом выступили проректор Пенджабского университета проф. **С. С. Бапарай,** председатель рабочего оргкомитета проф. **М. К. Сиду,** зам. председателя оргкомитета **Т. А. Сарма,** директор центра по молекулярной биологии растений проф. **Г. М. Редди** (Индия, Хайдарабад). д. б. н. **Е. Н. Муратова** (Россия). Научная программа конференции включала открытую лекцию, пленарные лекции, секции и стендовые доклады.

Открытая лекция **Б. С. Диллона** (Нью-Дели, Индия) была посвящена изучению генетических ресурсов сельскохозяйственных культур и их сохранению традиционными и биотехнологическими методами. Методы сохранения генетических ресурсов растений включают 2 основных направления: консервацию *in situ* и консервацию *ex situ*. Консервация *in situ* направлена на сохранение растений в естественных местах их произрастания, консервация *ex situ* — на сохранение генов, генных комплексов и генотипов в искусственных условиях. Среди методов сохранения *ex situ* большое значение имеют биотехнология, культура тканей, молекулярная биология, криоконсервация. Автор статьи подчеркнул в своем выступлении, что Национальным бюро Индии по генетическим ресурсам растений в этом направлении проводится большая работа. Приняты специальные национальные программы, создано 11 региональных станций и свыше 40 национальных центров по изучению зародышевой плазмы.

Пленарные лекции были объединены в 14 сессий. Доклад проф. **Г. М. Редди** (Хайдарабад, Индия) был посвящен перспективам развития цитогенетики и ее влиянию на генетическую революцию. Подчеркнуто, что цитогенетика сыграла огромную роль в изучении структуры хромосом и генов, локализации генов в хромосомах, переносе генов сельскохозяйственных растений от диких предков, в развитии молекулярной цитогенетики. Доклад **Ш. Ота** (Фукуи, Япония) включал материалы по эуплодии, анеуплоидии и хромосомным перестройкам в естественных популяциях злака *Dasypyrum breviaristatum*, имеющего два цитотипа с 2n = 14 и 2n = 28. В докладе **Р. Г. Сайни** и **У. К. Банзал** (Лудиана, Индия) приведены новые данные по идентификации генов устойчивости пшеницы к листовой ржавчине.

Ряд докладов был посвящен структуре и организации геномов растений (**К. С. Рай,** США; **У. С. Лавания** и **Х. К. Сривастава,** Лукноу, Индия; **Б. Р. Чоудари,** Варанаси, Индия) и молекулярной цитогенетике растений (**С. Н. Райна,**

Нью-Дели, Индия; **Д. Ори,** Лукноу, Индия). Большое место заняли доклады по изучению хромосом риса как основного злака Индии (**С. С. Госал** и **Д. Р. Сатиджа,** Лудиана, Индия), других злаков (**Брар,** Филиппины; **Каул,** Курукшетра, Индия), капусты (**Л. Л. Парик,** Джайпур, Индия; **С. С. Банга**, Лудиана, Индия), перца (**С. П. Рагуванши,** Джайпур, Индия).

Результаты кариологического анализа папоротников разных систематических групп были представлены в докладах индийских ученых **С. С. Бира** (Патияла), **С. П. Куллар** (Чандигарх), **С. С. Верма** (Чандигарх), **С. М. Васудева** (Патияла), мхов — **С. С. Кумар** (Чандигарх), древесных растений — **М. Л. Шармы** (Чандигарх) (бамбук) и **Б. С. Гилла** (Патияла) (лесные древесные растения). Доклад **Е. Н. Муратовой** (Красноярск, Россия) был посвящен изучению В-хромосом древесных растений. Вопросы эволюции половых хромосом растений рассматривались **Х. К. Госвами** (Бхопал, Индия).

Небольшие сообщения были заслушаны во время работы 3 секций: 1) хромосомный анализ; 2) цитогенетика и селекция; 3) молекулярная цитогенетика и мутагенное действие факторов среды. В рамках этих секций были организованы стендовые сессии. В первой секции были представлены данные по кариологическому анализу пихты сибирской (**Т. С. Седельникова** и **А. В. Пименов**, Красноярск, Россия), индийских видов древесных растений (**Б. С. Гилл** и **В. К. Сингал, Р. С. Гупта** и **П. Каур, С. Кумари** и **В. К. Сингал, М. К. Сиду** с соавт., Патияла, Индия), видов бобовых (**С. Кумари** и **В. К. Сагоо, А. Каул,** Патияла, Индия), мейозу древесных растений (**В. К. Сингал,** Патияла, Индия), цитогенетическому анализу видов *Phyllanthus* (**Х. Каул, Н. Шарма,** Джамму, Индия), изучению хромосом *Cajanus* и *Vigna* в культуре тканей (**Х. Чима, Дж. Бава,** Чандигарх, Индия), мейозу *Chrysanthemum* (**Б. Данапияри**, **С. Нирмала**, Чандигарх, Индия), анализу хромосом папоротников (**С. М. Васудева, С. С. Бир,** Патияла, Индия), гималайских видов розоцветных (**Х. С. Батия, М. Сагоо,** Патияла, Индия), сельскохозяйственных культур Индии (**П. Аттри, Р. С. Гупта,** Патияла).

Во второй секции были представлены доклады по структуре и организации генома видов *Collinsia* (**К. С. Рай,** США), цитогенетической и селекционной оценке перспективных ароматических сортов рода *Cymbopogon* (**С. Ширастава** и соавт., Лукноу, Индия), цитогенетическому анализу пшенично-ржаных гибридов (**М. С. Сиду, С. К. Сатиджа,** Лудиана, Индия, Чандигарх), изучению моносомных линий пшеницы (**А. Шарма** и соавт., Лудиана, Индия), генетике устойчивости сельскохозяйственных растений к грибковым болезням (**С. Каур** и соавт., Лудиана, Индия), изучению мейотических мутантов гороха (**М. Каул, С. Нирмала,** Чандигарх, Индия), хлорофилльных мутантов риса (**Д. В. Рамеш** и соавт., Валтейр, Индия) и др.

В третьей секции был представлен на стендах ряд интересных докладов по молекулярной систематике (**М. Каул, В. С. Деви,** Манипур, Индия; **Р. Каур** и др., Лудиана, Индия; **Д. Синг** и соавт., Палампур, Индия, Дар, Джамму, Индия), изучению мутантов гороха с мужской стерильностью (**С. Нирмала, М. Каул,** Чандигарх, Индия), изучению мутагенных эффектов факторов внешней среды (**А. Гревал, М. Сагоо,** Патияла, Индия; **Дж. К. Катнория** и соавт., Амритсар, Индия) и другие. На секциях многие доклады были сделаны аспирантами и студентами как Пенджабского, так и других университетов Индии.

В целом на конгрессе обсуждался большой круг вопросов по изучению хромосом растений. Участниками были представлены материалы по хромосомам растений всех таксономических групп: начиная от грибов и папоротников до голосеменных и покрытосеменных, травянистых и древесных. Участники конгресса отмети-

ли, что в разных странах мира продолжаются плодотворные исследования как в традиционных для кариологии и кариосистематики растений направлениях, так и с использованием методов молекулярной генетики, цитогенетики и систематики. Актуальным направлением является цитогенетический мониторинг загрязнений окружающей среды.

УДК 061 (47 + 57) : 581.526.35 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 12

© О. В. Галанина

СЕКЦИЯ БОЛОТОВЕДЕНИЯ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА ПЕРИОД 1997—2004 гг.

O. V. GALANINA. THE SECTION OF MIRE SCIENCE OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1997—2004

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: botany@yandex.ru
Поступила 07.07.2004

В информационном листке Международной группы по охране болот IMCG — «Newsletter» (№ 3, 2001) была опубликована несколько пессимистическая заметка о состоянии болотоведения в России.

Однако хочется подчеркнуть существующую преемственность и наличие научного потенциала в российской болотоведческой науке в данном сообщении о деятельности секции болотоведения Русского ботанического общества (РБО).

В 2003 г. секции исполнилось 40 лет. В качестве самостоятельной структуры она выделилась в 1963 г. из секции флоры и растительности. Краткий обзор работы секции (до 1987 г.) был опубликован в «Ботаническом журнале» ранее (Боч, Юрковская, 1987).

Основными задачами деятельности секции на настоящий момент являются обсуждение важных вопросов исследования болот, интеграция ученых разных направлений для выработки комплексного подхода к пониманию феномена болот, привлечение внимания к проблеме охраны болотных экосистем.

Своей активной работе секция (с 1971 по 1998 г.) во многом обязана председателю проф. **М. С. Боч,** которая была великолепным организатором, неутомимым исследователем и инициатором многих событий в жизни секции.

В 1997 г. были организованы 3 интересных разноплановых заседания: «Болота старого Петербурга» (Т. К. Горышина, СПбГУ), совместное заседание с секцией охраны растительности «Природа Юнтоловского заказника» (**М. С. Боч, Г. Ю. Конечная, Е. О. Кузьмина,** БИН) и заседание, на котором докладывала М. С. Боч, «Динамика болотной растительности (по материалам многолетних наблюдений на болотах Ленинградской области)».

С 28 июля по 4 августа 1997 г. состоялось Международное совещание на Соловецких островах, где его участники совершили незабываемую экскурсию на болота (Боч, 1997).

15 января 1998 г. было проведено совместное заседание секции болотоведения РБО и Комиссии аэрокосмических методов изучения Земли Русского географического общества (РГО). Оно было посвящено 100-летию Е. А. Галкиной — «учительницы», как называла ее Марина Сергеевна Боч. Присутствующих было много,



Председатель секции болотоведения — Т. К. Юрковская (слева) и секретарь секции О. В. Галанина.

в том числе ее ученики: **В. К. Константинов, В. Н. Кирюшкин, Т. К. Юрковская, Т. А. Попова, М. С. Боч.** Они тепло вспоминали Екатерину Алексеевну, ее вклад в науку и личные качества в повседневной жизни. Так случилось, что это заседание явилось последним, на котором председательствовала Марина Сергеевна. 18 марта 1998 г. ее не стало. Это была невосполнимая потеря не только для болотоведения России, но и для международного сообщества, поскольку М. С. активно общалась с ведущими специалистами зарубежья. Однако спустя год мы постарались продолжить научные встречи болотоведов и возобновили заседания секции. Было заслушано сообщение **О. В. Галаниной** об опыте Шотландии по сохранению биоразнообразия торфяников. Участники были ознакомлены с Программой по сохранению торфяников в Восточной Европе в рамках Дарвиновской инициативы (Bragg, 2003).

В 2000 г. состоялся доклад **В. А. Смагина** «Растительность болот севера Европейской России», посвященный итогам предварительной классификации растительности таежных болот.

По инициативе **С. М. Новикова** (ГГИ, С.-Петербург) 6 апреля 2000 г. был организован круглый стол «Некоторые проблемы в области охраны болот». Т. Ю. Минаева, сотрудник Российского представительства организации «Wetlands International», доложила стратегию России по сохранению водно-болотных угодий. На заседании председателем секции была избрана Т. К. Юрковская.

В апреле 2000 г. на средства гранта, выделенного Дарвиновской инициативой, была проведена «школа» по болотоведению для учителей и студентов на базе Центрально-Лесного заповедника (Сборник..., 2000). В ее работе приняли активное участие болотоведы **В. П. Денисенков, К. Ф. Хмелев, О. Л. Лисс, Т. Ю. Минаева, А. А. Сирин, Е. О. Кузьмина, В. В. Панов,** теоретическую помощь оказали Т. К. Юрковская и С. М. Новиков.

Отрадно, что бывшие делегаты тренинга Дарвиновской инициативы по сохранению торфяников **Е. М. Волкова** (Тульский ГПУ им. Л. Н. Толстого), **О. Стародубцева** (Рдейский гос. заповедник), **Е. В. Печенюк** (Хопёрский гос. заповедник), **О. В. Галанина** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова БИН РАН), **М. Г. Напреенко** (Калининградский ГУ) и ряд других продолжают активно работать в области болотоведения.

В январе 2001 г. мы собрались на памятное заседание, чтобы отметить 70-летие со дня рождения М. С. Боч. С докладом «Динамика растительности мезотрофных болот на примере Нижне-Свирского заповедника» выступила **М. Г. Носкова.**

В 2001 г. состоялись еще два научных заседания секции. **Т. А. Попова** (НИИ КАМ, С.-Петербург) в докладе «Использование дистанционных методов при изучении прибрежно-водной растительности» подчеркнула необходимость сотрудничества и привлечения аэрометодов для исследования динамики болотной растительности.

Большой интерес и бурное обсуждение вызвал доклад **В. Ю. Нешатаевой** и **В. Ю. Нешатаева** о типах болот Камчатки и их растительности.

Одним из самых активных членов секции болотоведения вот уже долгие годы является гидролог **С. М. Новиков.** В 2002 г. одно из заседаний было специально посвящено гидрологии болот и было приурочено к 75-летию С. М. Новикова (докладывал **А. А. Сирин,** Институт лесоведения РАН, Московская обл.).

Предварительные результаты изучения растительности и структуры торфяной залежи болот Лапландского заповедника были представлены на секции в коллективном докладе (**Н. Ю. Нацваладзе, В. Ю. Нешатаев, М. Г. Носкова, В. П. Денисенков**).

Были заслушаны доклады приглашенных о морфологии моховых болот и болотной сосны (**В. В. Панов**) и о динамике болотной растительности в Тверской обл., связанной с добычей торфа (**Н. В. Веселов**).

На заседаниях секции состоялись презентации новых книг «Мелиоративная энциклопедия» (Константинов, 2000) и переведенная с немецкого на английский язык и переизданная монография Вебера 1902 г. (Couwenberg J. et Joosten H., 2002).

В 2003 г. вновь на секции обсуждаются проблемы классификации болотной растительности. Организован круглый стол, среди его участников **В. И. Василевич, Т. К. Юрковская** (С.-Петербург), **Е. Д. Лапшина** (Томск), **О. Л. Кузнецов** (Петрозаводск).

Работа секции в 2004 г. началась с выступления **Т. Г. Ивченко** (Екатеринбург), которая представила доклад «Хорология болотных комплексов и ее отображение на геоботанических картах на примере Ильменского заповедника, Южный Урал».

Состоялся доклад **Г. А. Елиной** (Петрозаводск) о палеографических реконструкциях ландшафтов голоцена таежной зоны Восточной Фенноскандии и их картографировании с использованием ГИС-технологий.

Таким образом, секция продолжает традицию интеграции ученых-болотоведов. Мы приглашаем к сотрудничеству всех заинтересованных лиц. Для участия в работе секции можно подать заявку о докладе по e-mail: botany@yandex.ru (РБО).

О международных новостях, проектах, новых публикациях, симпозиумах можно узнать на сайте Международной группы по охране болот IMCG http://www.imcg.net; о деятельности российского представительства организации Wetlands International — http://www.wetlands.ru. Кроме того, разнообразную информацию о торфяных болотах России и событиях, с ними связанных, можно получить на сайте http://www.peatlands.ru.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С. Международное совещание по болотоведению (Архангельская обл., Соловецкие острова, 28 июля—4 августа 1997 г.) // Ботанический вестник. 1997. № 3—4. С. 2.

Боч М. С., Юрковская Т. К. О работе секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества за 25 лет со времени ее организации // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 859—862.

Константинов В. К. Мелиоративная энциклопедия. Вып. 2. Гидролесомелиорация. СПб., СПбНИИЛХ, 2000. 417 с.

Сборник материалов рабочего совещания в России 21—23 апреля 2000 г. (ЦЛГЗ). Тула, 2000. 44 с.

Bragg O. (ed.). Darwin Initiative Peatland Biodiversity Programme. Sharing expertise for the conservation of peatlands in central and eastern Europe. Dundee, 2003. 200 p.

Couwenberg J., Joosten H. (eds). C. A. Weber. The Raised Bog of Augstumal — with translation of the 1902 monograph by Weber on the «Vegetation and development of raised bog of Augstumal in the Memel delta». Tula, 2002. 278 p.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 89. 2004 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале за 2004 г.

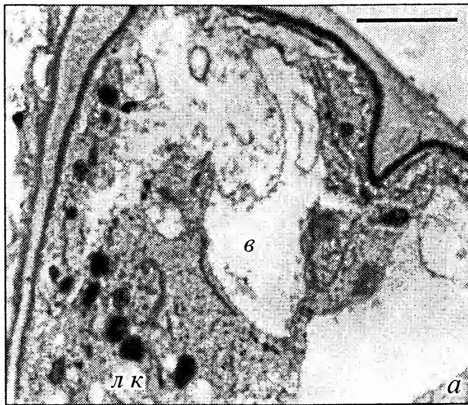
Том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
89	1	110	12-я сверху	Кузнецова	Кузенева
89	1	112	8-я снизу	Subsp. *complanatum*	Subsp. *montellii*
89	1	113 (Список литературы)	2-я сверху	Бобров А. Е.	Бобров А. В.
89	9	1517	12-я снизу	инструментами	инструкциями

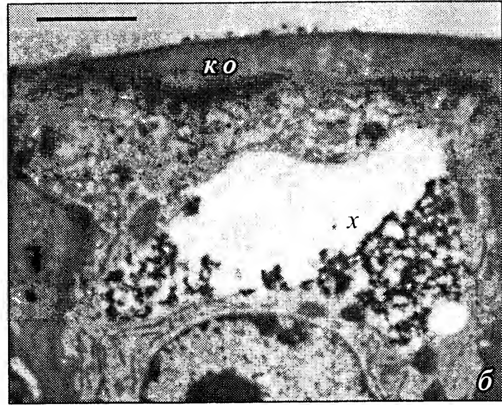
CONTENTS

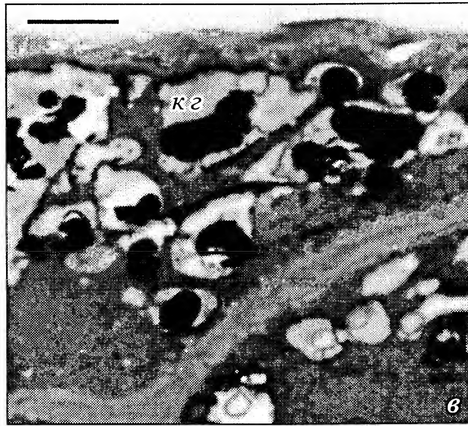
(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 12)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 12)







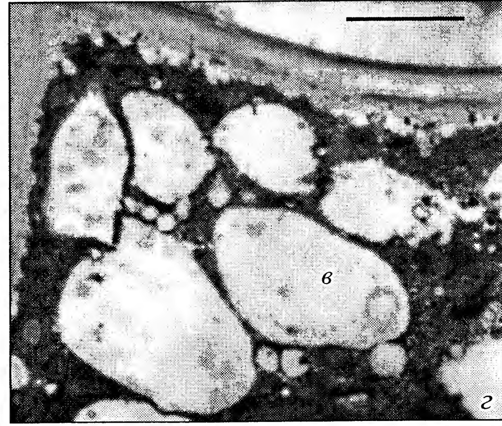
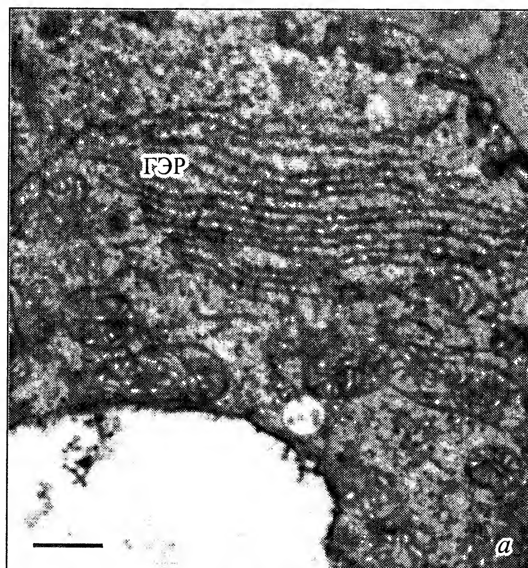
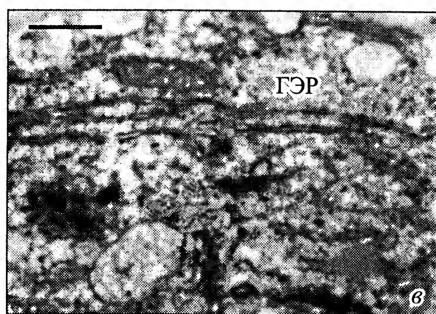
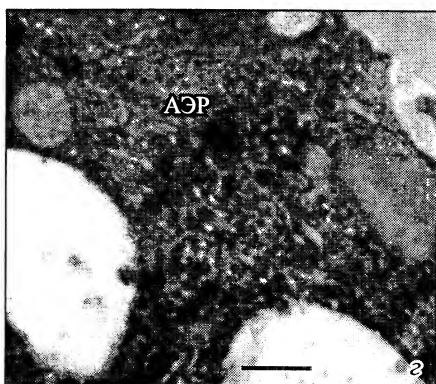


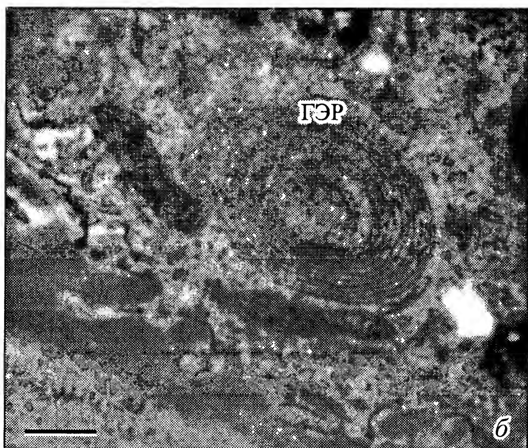
Таблица I. Фрагменты секреторных клеток с различным вакуолярным содержимым у представителей рода *Drosera*.

а — *D. binata*, апикальная клетка головки; *б* — *D. binata*, латеральная клетка; *в* — *D. aliciae*, латеральная клетка; *г* — *D. dilatatopetiolaris*, латеральная клетка. Масштабная линейка — 2 μм. *в* — вакуоль, *к г* — крупная глобула, *к о* — клеточная оболочка, *л к* — липидная капля, *х* — хлопья.









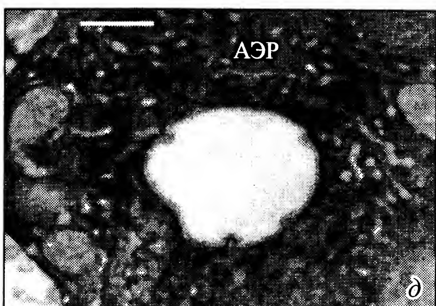


Таблица II. Гранулярный (*а—в*) и агранулярный (*г*, *д*) эндоплазматический ретикулум в секреторных клетках у представителей рода *Drosera*.

а — *D. anglica*, *б* — *D. binata*, *в* — *D. burkeana*, *г* — *D. dilatatopetiolaris*, *д* — *D. regia*. АЭР — агранулярный эндоплазматический ретикулум, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум. Масштабная линейка — 0.5 μм.

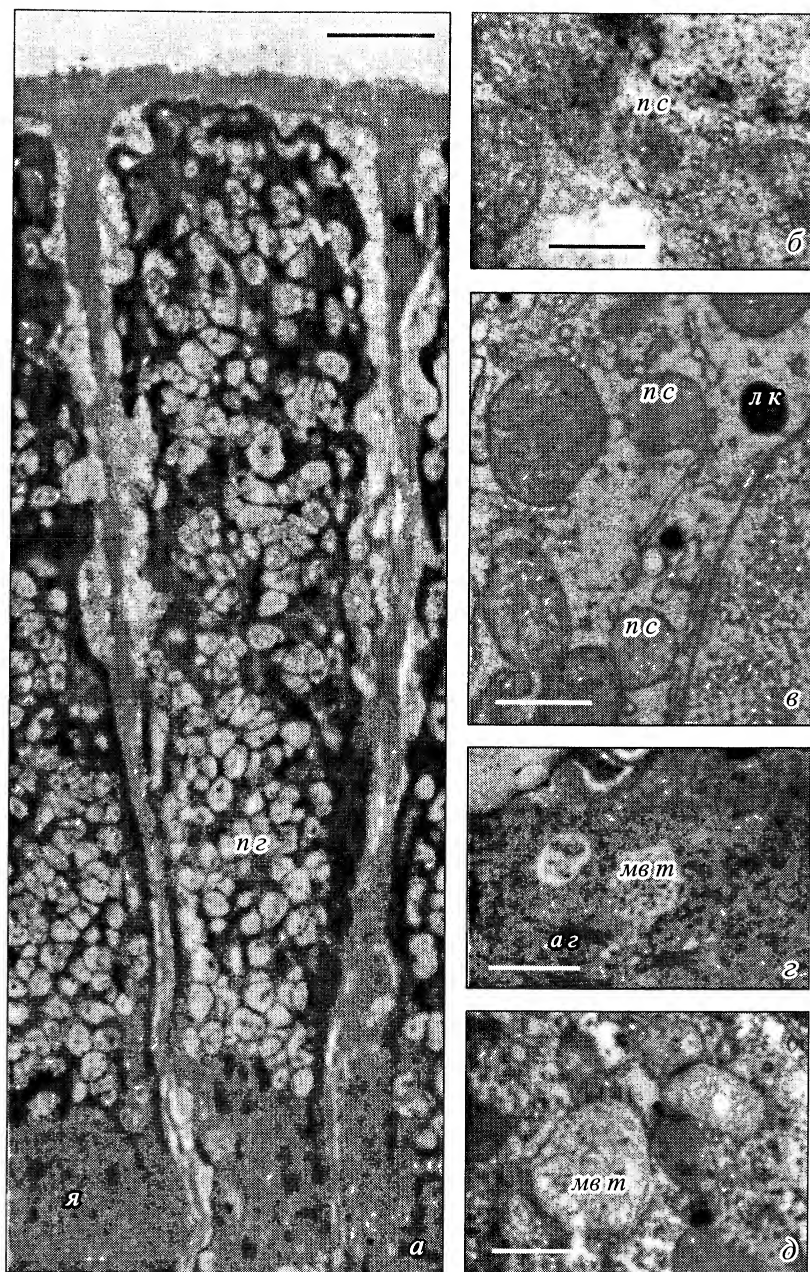
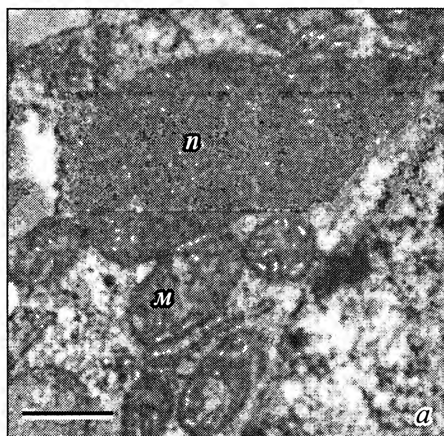
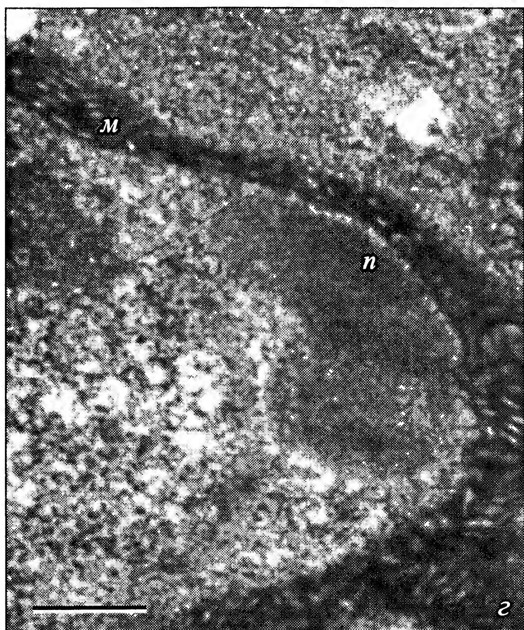
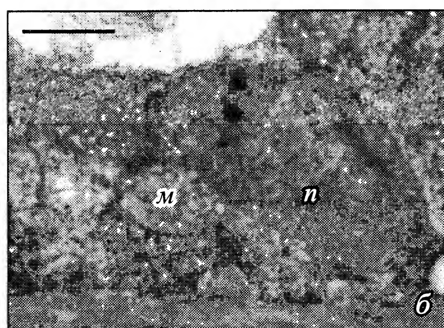


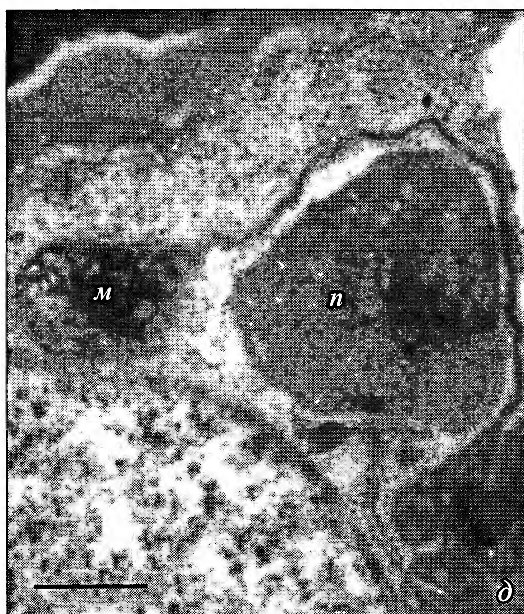
Таблица III. Аппарат Гольджи в апикальной (*а*) и латеральной (*г*) клетках головки железистого волоска, пероксисомы (*б*, *в*) и мультивезикулярные тельца (*г*, *д*) у представителей рода *Drosera*.

а — *D. peltata*, *б* — *D. capensis*, *в* — *D. rotundifolia*, *г* — *D. paleacea*, *д* — *D. hamiltonii*. *мв т* — мультивезикулярное тельце, *п г* — пузырек Гольджи, *пс* — пероксисома, *я* — ядро. Масштабная линейка: *а* — 2 μм, *б*—*д* — 0.5 μм.









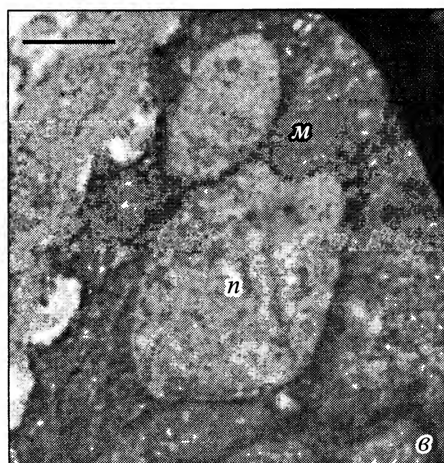


Таблица IV. Митохондрии в секреторных клетках у представителей рода *Drosera*.

а — *D. burkeana*, *б* — *D. cuneifolia*, *в* — *D. neocaledonica*, *г* — *D. menziesii*, *д* — *D. macrophylla*. *м* — митохондрия, *п* — пластида. Масштабная линейка — 0.5 μм.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 12. 1817—1936.